

annales
de
zoologie
écologie animale

inra

AZEA6.2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J.-M. SOUPAULT

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, P. BOUVAREL, A. CAUDERON,
G. FAUCONNEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO, J. REBISCHUNG

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

- M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.
- J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du Sol, C. N. R. A.
- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département d'Amélioration des Plantes, 33140 Pont de la Maye.

Annales de Phytopathologie.

- J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

- E. BILIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

- A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
- G. MOCQUOT, Chef du Département de Technologie des Produits animaux, C. N. R. Z.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

- G. FAUCONNEAU, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- A. FRANÇOIS, Directeur de Recherche à l'I. N. R. A., Directeur du Centre national de Coordination des Études et Recherches sur la Nutrition et l'Alimentation.
- C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
- J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54000 Nancy.
- J. PARDE, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures sur Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales d'Hydrobiologie.

- R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.
- R. VIBERT, Chef du Département d'Hydrobiologie, 64200 Biarritz.

Annales d'Économie et de Sociologie rurales.

- M. MAZOYER, Département d'Économie et de Sociologie rurales.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Services des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

ANNALES DE ZOOLOGIE-ECOLOGIE ANIMALE

VOL. 6 N°. 2 1974

Nom de l'emprunteur

Emprunté le

remis le

annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1974

Vol. 6 . N° 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

RÉSUMÉS DES COMMUNICATIONS PRÉSENTÉES AU SECOND SÉMINAIRE DE PHYSIOLOGIE DE L'INSECTE

RÉUNIONS DES 6 ET 7 AVRIL, 1973

A LA FACULTÉ DES SCIENCES BIOLOGIQUES DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES I

Longtemps après le Premier Séminaire de Physiologie de l'Insecte tenu à Lyon en 1970, une seconde réunion a eu lieu à Rennes, cette année avec le thème, peut-être trop vaste, suivant :

Aspects de la différenciation chez les Insectes au cours de leur développement, de leur métamorphose et de leur reproduction. Facteurs de différenciation.

Pour garder témoignage de cette réunion, les *Annales de Zoologie et d'Écologie animale* ont accepté de publier les résumés des communications présentées à Rennes les 6 et 7 avril. Je remercie très vivement la Direction des *Annales* pour cette publication et je remercie aussi très sincèrement les Auteurs qui ont accepté de condenser, souvent sévèrement, les textes des communications. Je regrette qu'il nous ait été impossible de résumer aussi les discussions qui ont suivi chacun des exposés, discussions qui sont l'un des intérêts majeurs d'une telle réunion.

Après une liste alphabétique, par noms d'auteurs, les résumés sont publiés dans l'ordre de leur présentation lors des cinq séances de travail.

P. ALLEGRET

*Laboratoire de Biologie animale, 1^{er} cycle,
Faculté des Sciences
35031 Rennes Cedex*

LISTE DES COMMUNICATIONS, PAR ORDRE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

BERNARD A. — Étude quantitative du dépôt d'endocuticule en fonction de l'âge chez un Insecte adulte, <i>Periplaneta americana</i>	170
BOULETREAU M. — Influence de la densité de population larvaire sur les caractères des adultes à l'émergence chez un Hyménoptère parasite, <i>Pteromalus puparum</i> L.	200
CALS Ph., LANDUREAU J. C. — Morphogenèse tégumentaire de <i>Periplaneta americana</i> L. <i>in vitro</i> . Modèles expérimentaux et premiers résultats	172
CASSIER P., DELORME Catherine. — La sécrétion de la phéromone sexuelle mâle chez le Criquet pèlerin <i>Schistocerca gregaria</i> FORKS. Étude expérimentale et ultrastructurale de l'évolution des formations tégumentaires au cours de la maturation sexuelle	174
COHET Y. — Influence d'une base température au cours du développement larvaire et nymphal sur la physiologie des adultes de <i>Drosophila melanogaster</i>	197
DENIS C. — Différenciation de la sécrétion de soie et de l'appareil séricigène chez les Trichoptères	189
GIRARDIE A., GRANIER S. — Contrôle endocrine de la diapause imaginale du Criquet égyptien, <i>Anacridium aegyptium</i> (Orthoptère)	180
HOFFMANN J. A. — Titre et métabolisme de l'ecdysone au cours du dernier stade larvaire chez l'Orthoptère <i>Locusta migratoria</i> L. Répercussions de l'ablation des glandes prothoraciques et de la radiolésion sélective du tissu hématopoïétique en début de stade ..	207
HUET Cl. — Étude du processus de régulation au cours du développement post-embryonnaire des canaux et glandes annexes de l'appareil génital femelle du <i>Tenebrio molitor</i> L.	183
ISMAIL S. — La différenciation morphologique chez <i>Gryllus campestris</i> : Action du changement de régime photopériodique au cours de l'ontogenèse larvaire	(1)
LAFONT R., TARROUX Ph. — Données biochimiques préliminaires sur le développement des disques imaginaux alaires de <i>Pieris brassicae</i> L. (Lépidoptère)	205
LAUGÉ G. — Disques imaginaux et ébauches présomptives chez les holométaboles	157
LEBRUN D. — Facteurs contrôlant la différenciation des castes chez les Termites	204
LEFEUVRE J.-Cl., GUEGUEN A. — A propos de la différenciation des organes alaires chez divers Orthoptéroïdes	192
LE GARFF B. — Différenciation de l'appareil malpighien de la larve à l'adulte chez <i>Galleria mellonella</i> L. (Lépidoptère pyralide)	165
LINTS F. A., GRUWEZ G. — Sur la dimension temporelle de la morphogenèse	194
MOREAU R. — Les modifications de la pression interne au cours de l'expansion des ailes chez les Lépidoptères	190
NGUYEN THAN XUAN. — Les effets des facteurs externes sur la reproduction de <i>Psylla pyri</i> (Homoptère <i>Psyllidae</i>)	186

(1) Résumé non parvenu.

PIHAN J.-Cl. — Étude ultrastructurale de l'activation et de la différenciation des trachéoblastes de <i>Calliphora erythrocephala</i> au cours de la métamorphose	178
PLANTEVIN G. — La différenciation des cellules de l'épithélium intestinal de <i>Galleria mellonella</i>	167
PORCHERON P. — Étude préliminaire de l'organisation générale et de la différenciation fonctionnelle de la glande tergale de <i>Leucophaea maderae</i>	176
RAZET P., QUILLÉVÉRE D. — Évolution post-embryonnaire et métamorphose de l'appareil malpighien de l'Hyménoptère Symphyte <i>Croesus septentrionalis</i> L.	160
RAZET P., LEFEUVRE J.-Cl., LECONTE O. — Évolution de l'appareil malpighien au cours du développement post-embryonnaire chez <i>Gromphadorhina portentosa</i> SCHAUIM. 1853, Insecte Dictyoptère	162
RICHARD G. — Étude de l'ontogenèse de l'anatomie nerveuse abdominale de <i>Blabera craniifer</i>	(1)

(1) Cette communication n'est pas résumée car elle a fait l'objet de la publication suivante, parue depuis le séminaire : G. RICHARD, Contribution à l'étude de l'anatomie nerveuse abdominale des Blattes (cas particulier de *Blabera craniifer*). *Bul. Soc. Sci. de Bretagne*, **47**, 161-168, 1972.

PREMIÈRE SÉANCE

DISQUES IMAGINAUX ET ÉBAUCHES PRÉSUMPTIVES CHEZ LES HOLOMÉTABOLES

Ginette LAUGÉ

*Laboratoire d'Entomologie et d'Écophysiologie expérimentales,
Université Paris Sud,
91405 Orsay*

On sait que les disques imaginaux sont des différenciations de l'ectoderme embryonnaire ou de l'épiderme larvaire et qu'ils sont à l'origine d'organes présents chez les imagos.

Le terme de différenciation, accepté dans son sens le plus large, correspond à l'apparition d'une différence entre l'entité considérée et son environnement. Elle se manifeste au niveau moléculaire, cellulaire, organique, ou encore de l'individu. Ainsi, selon LÜSCHER (1967), les polymorphismes social, saisonnier, phasaire, le dimorphisme sexuel observés chez les insectes représentent des différenciations au niveau de l'individu. En réalité, ceci correspond à « l'intégration en une unité fonctionnelle de diverses parties mises en place et différenciées au cours de la phase préfonctionnelle » (GALLIEN, 1972). A quel niveau se situe alors la différenciation ?

Nous dirons qu'un organe est différencié dès qu'on peut distinguer son ébauche des territoires avoisinants. Cette étape, ou *différenciation essentielle*, est la manifestation visible de la *détermination fondamentale* ou *essentielle* de l'ébauche, puisque le développement se fera désormais dans un sens bien précis (œil, patte, aile, ...). La différenciation ainsi définie, il est difficile de dire à quel moment les processus commencent. Il est bien évident que l'instant où l'on saura reconnaître une ébauche dépendra des techniques utilisées et des caractères examinés. Il n'est pas impensable qu'avec des techniques de plus en plus fines, on puisse un jour faire coïncider le moment de la différenciation essentielle avec celui de la détermination essentielle (LAUGÉ, 1970).

Après la phase de différenciation, on assiste à la diversification des cellules au sein même de l'ébauche. Cette seconde étape est celle de l'organisation, qu'on peut encore appeler morphogenèse ou *organogenèse*. Souvent confondue à tort avec la différenciation, elle est la manifestation visible de la *détermination interne* ou *topographique* de l'ébauche. Chaque groupe de cellules ou même chaque cellule a un destin précis (par exemple spermathèque, oviducte, ... pour une ébauche génitale femelle).

Une fois achevé, l'organe pourra fonctionner. Ce sera la troisième étape, celle du *fonctionnement*.

Disques imaginaux et ébauches présumptives

Le terme de « disque imaginal » a été utilisé en premier par WEISMANN (1864) pour désigner les structures qui, présentes chez les larves de *Musca*, *Sarcophaga*, donnent naissance à des organes imaginaux (pattes, ailes) au cours des métamorphoses. Le terme a été choisi en raison de la forme

de ces ébauches chez les larves étudiées : vésicules discoïdes rattachées à l'épiderme par un fin pédoncule.

Doit-on, à la suite de WEISMANN, appeler disque imaginal seulement les ébauches présentant une différenciation morphologique en vésicule ? Dans ce cas, un grand nombre d'Holométaboles seront exclus. Par ailleurs, comment appeler un disque imaginal avant qu'il n'ait cette forme précise ? Par exemple, c'est seulement à la fin de la vie embryonnaire que l'ébauche génitale de *Drosophila melanogaster* a une forme en ampoule. Pourtant, on voit celle-ci se différencier du reste de l'épiderme sous la forme d'un groupe de cellules à l'avant du proctodeum dès la 22^e heure à 20° (LAUGÉ, 1967).

HENNEGUY (1904) appelle disque imaginal tout repli épidermique qui, quelle que soit sa forme, conduit à un organe adulte au cours du stade préimaginal. WEBER parle, dans le même sens, de bourgeon imaginal (1933). Une nomenclature uniforme serait souhaitable, d'autant plus que le problème devient bien souvent très complexe en ce qui concerne l'ébauche du tractus génital et des genitalia externes, lorsque celle-ci s'étend sur plusieurs segments : doit-on dire que les moustiques (ANDERSON, 1967 ; HORSFALL et RONQUILLO, 1970) ont un disque génital, plusieurs disques génitaux ou des ébauches d'un autre type ? En outre, dans un certain nombre de cas, on ne voit aucune ébauche avant la fin de la vie larvaire. Les auteurs parlent alors d'ébauches « présomptives » (HUET, 1972). Celles-ci sont-elles d'une autre nature que les précédentes ?

Nous nous proposons de discuter cette question en prenant comme exemples les ébauches imaginale génitales.

Ébauches génitales imaginale

Chez *Drosophila melanogaster*, l'ébauche génitale est différenciée dès la 22^e heure de la vie embryonnaire à 20°. A la fin de la vie embryonnaire, et pendant les deux premiers stades larvaires, il s'agit d'une vésicule unique (disque imaginal au sens de WEISMANN), semblable dans les deux sexes. On peut donc dire qu'elle est *sexuellement indifférenciée*. Avec les techniques utilisées jusqu'à présent, on ne sait distinguer une ébauche mâle d'une ébauche femelle qu'à la fin du second stade larvaire. Ceci correspond à une seconde étape dans la différenciation qui peut être concomitante de la première dans certains cas : par exemple lorsque les ébauches ont une localisation ou une date d'apparition différente chez les deux sexes. Ces étapes (ou cette étape) sont l'expression visible d'une *détermination essentielle* (génitale) et *sexuelle* (mâle ou femelle). Les expériences de CHAN et GEHRING (1971), celles d'ULRICH (1971), montrent que chez *Drosophila melanogaster*, cette détermination est en place au moins partiellement dès le stade blastoderme. Ceci ne fait qu'avancer dans le temps les conclusions de GEIGY (1931) après irradiation d'embryons âgés.

Au troisième stade larvaire, relativement accessible d'un point de vue opératoire, le disque génital de la Drosophile est *déterminé de manière mosaïque*, c'est-à-dire que les divers champs qui le constituent ont un devenir fixé. Ce fait a permis l'établissement des cartes des territoires présumptifs (HADORN et GLOOR, 1946 ; HADORN, BERTANI et GALLERA, 1949). L'ablation totale d'un champ se traduira par une déficience (NÖTHIGER et SCHUBIGER, 1966). Seule la duplication des parties conservées est encore possible. En d'autres termes, il y a seulement possibilité de *régulation quantitative*.

Il en va différemment chez *Musca domestica*, puisque le tractus génital dérive normalement d'une ébauche formée de trois ampoules. Or, chez la larve femelle âgée, une seule ampoule latérale peut fournir un tractus complet (DÜBENDORFER, 1971). Il y a cette fois *régulation qualitative* et celle-ci se fait conformément à la détermination essentielle (génitale, femelle).

La détermination mosaïque d'une ébauche s'établit progressivement (GEHRING, 1972 ; NÖTHIGER, 1972). Ce fait est bien démontré par les expériences de BRYANT (1971), relatives au disque de la patte de Drosophile : au début du 3^e stade et au même moment, certaines régions sont encore capables de régulation qualitative, d'autres de régulation quantitative seulement.

Cette progression par étape, qui correspond à une restriction de plus en plus grande des poten-

tialités au niveau cellulaire, se retrouve dans l'ébauche génitale « présomptive » de la larve femelle de *Tenebrio* (HUET, 1972). Au niveau de cette ébauche non visible, il y a régulation qualitative jusqu'au 10^e jour avant la nymphose, régulation quantitative jusqu'au 8^e jour. Quant à la différenciation histologique, elle se situe au 7^e jour avant la nymphose. Mais on sait que toute larve dépourvue d'épaississement épidermique dans la future zone génitale est du sexe femelle, puisque l'ébauche correspondante chez le mâle est visible, donc sexuellement différenciée, dès l'éclosion (HUET, 1966).

Ainsi, dans les deux types d'ébauches que nous venons de décrire et que l'on considère comme extrêmes chez les Holométaboles, nous avons suivi les mêmes séquences au niveau des déterminations : essentielle, sexuelle, mosaïque. Cette dernière est atteinte au moment de l'entrée en nymphose. L'organogenèse qui se déroule pendant ce stade ne sera que l'expression visible de la détermination mosaïque de l'ébauche. Ceci nous paraît plus important qu'une distinction relative à la forme ou à la mise en place de l'ébauche. Certes, dans le cas d'une ébauche dite présomptive, il s'agit de cellules qui secrètent une cuticule larvaire, comme des cellules épidermiques banales. Mais leur devenir spécial est déjà inscrit, comme il l'est chez la drosophile dans certaines cellules blastodermiques que l'on ne sait pas reconnaître. Aussi, à la suite d'ABELOOS (1956), nous pensons qu'il n'y a aucune différence fondamentale entre un disque imaginal et une ébauche présomptive. Il s'agit toujours d'ébauches imaginaires et le moment de leur reconnaissance (c'est-à-dire leur différenciation), dépend de la technique utilisée.

Cette conception exclut des ébauches imaginaires les bourgeons des pattes de Coléoptères et de Lépidoptères par exemple, dont l'évolution correspond à un remaniement de l'épiderme larvaire pour conduire à l'épiderme imaginal (LABOUR, 1966). Par contre, entrent dans cette catégorie les îlots imaginaires qui sont à l'origine des parties antérieure et postérieure du tube digestif, de l'épiderme imaginal de revêtement chez les Diptères (PEREZ, 1910), ou encore ceux qui fournissent les tubes de Malpighi de l'adulte de *Galleria* (LE GARFF, 1972), etc.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABELOOS M., 1956. *Les métamorphoses*. Armand Colin, éd., p. 61-66.
- ANDERSON J. F., 1967. Histopathology of intersexuality in Mosquitoes. *J. exp. Zool.*, **165**, 475-495.
- BRYANT P. J., 1971. Regeneration and duplication following operations *in situ* on the imaginal discs of *Drosophila melanogaster*. *Dev. Biol.*, **26**, 637-651.
- CHAN L. N., GEHRING W., 1971. Determination of blastoderm cells in *Drosophila melanogaster*. *Proc. nat. Acad. Sci.*, **68**, 2217-2221.
- DÜBENDORFER A., 1971. Untersuchungen zum Anlageplan und Determinationzustand der weiblichen Genital, und Analprimordien von *Musca domestica* L. *Wilhelm Roux'Archiv.*, **168**, 142-168.
- GALLIEN L., 1972. Aspects des relations nucléo-cytoplasmiques dans l'ontogenèse des Amphibiens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **97**, 233-263.
- GEHRING W., 1972. The stability of the determined state in cultures of imaginal discs in *Drosophila*. In : *Results and problems in cell differentiation*, **5**, 36-58.
- GEIGY R., 1931. Action de l'ultra-violet sur le pôle germinale dans l'œuf de *Drosophila melanogaster* (Castration et mutabilité). *Rev. suisse Zool.*, **38** (10), 187-288.
- HADORN E., BERTANI G., GALLERA J., 1949. Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila melanogaster*. *Roux'Arch. Entwickl.-Mech. Org.*, **144** (1), 31-70.
- HADORN E., GLOOR H., 1946. Transplantationen zur Bestimmung des Anlagemusters in der weiblichen Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila*. *Rev. suisse Zool.*, **53** (3), 495-501.
- HENNEGUY L. F., 1904. *Les Insectes: morphologie, reproduction, embryogénie*. Masson et Cie, éd., 804 pages.
- HORSFALL W. R., RONQUILLO M. C., 1970. Genesis of the reproductive system of Mosquitoes. II. Male of *Aedes stimulans* (WALKER). *J. Morphol.*, **131**, 329-357.
- HUET Cl., 1966. Étude expérimentale du développement de l'appareil génital mâle de *Tenebrio molitor* (Coléoptère Ténébrionide). *C. R. Soc. Biol.*, **160** (11), 2021-2025.
- HUET Cl., 1972. *Étude expérimentale de l'organogenèse des canaux et glandes annexes de l'appareil génital femelle de Tenebrio molitor L.* Thèse Doctorat d'État, Orsay, n° 1048, 98 pages.
- LABOUR G., 1966. Étude de la régénération des pattes chez le doryphore *Leptinotarsa decemlineata*, au cours de son développement larvaire. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **91**, 687-696.

- LAUGÉ G., 1967. Origine et croissance du disque génital de *Drosophila melanogaster* MEIG. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **265**, 814-817.
- LAUGÉ G., 1970. Problèmes posés par les insectes concernant la différenciation du sexe. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **95**, 363-377.
- LE GARFF B., 1972. *Contribution à l'étude du système malpighien et de son développement chez Galleria mellonella L. (Lépidoptère Pyralidae)*. Thèse 3^e cycle, Rennes, 135 pages.
- LÜSCHER M., 1967. Insects as a medium for the study of differentiation. In : *Insects and Physiology* Beament J. W. L. et Treherne J. E., éd., 39-51.
- NÖTHIGER R., 1972. The larval development of imaginal discs. In : *Results and problems in cell differentiation*, **5**, 1-34.
- NÖTHIGER R., SCHUBIGER G., 1966. Developmental behaviour of fragments of symmetrical and asymmetrical imaginal discs of *Drosophila melanogaster* (Diptera). *J. Embryol. exp. Morph.*, **16**, 355-368.
- PEREZ C., 1910. Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* MG.). *Arch. Zool. exp. gén.*, 5^e série, **4**, 1-274.
- ULRICH E., 1971. Cell lineage, Determination und Regulation in der weiblichen genital Imaginascheibe von *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux'Arch. Entwickl.-Org.*, **167**, 64-81.
- WEBER H., 1933. In : *A general textbook of Entomology*. A. D. Imms, 1964, 43.
- WEISMANN A., 1864. Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitaria* und *Sarcophaga carnaria*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **14**.

ÉVOLUTION POST-EMBRYONNAIRE ET MÉTAMORPHOSE DE L'APPAREIL MALPIGHIEN CHEZ L'HYMÉNOPTÈRE SYMPHYTE *CROESUS SEPTENTRIONALIS* L.

P. RAZET ET D. QUILLÉVÉRÉ

*Laboratoire de Zoologie générale et d'Écophysiologie,
Faculté des Sciences biologiques,
Université de Rennes, 35031 Rennes Cedex*

Les tubes de Malpighi de la larve de *Croesus septentrionalis* sont insérés au nombre de 34 à 38, en couronne, très exactement à la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur. Ils se dirigent d'abord en avant, le long de l'intestin ; puis après un bref parcours, ils se replient vers l'arrière et se terminent cryptonéphridiés, maintenus accolés au rectum par une double membrane périnéphrique.

Les dimensions des tubules malpighiens ont été déterminées à chacun des stades larvaires ; elles sont rassemblées dans le tableau 1.

TABLEAU I
Dimensions des tubes de Malpighi aux divers stades larvaires

Stades	Diamètre des tubes (μ)	Longueur (mm)
1	10-15	1,2
2	13-20	1,5
3	20-30	3,0
4	25-40	4,5
5	30-50	6,0
6	40-90	8,0

Pendant le déroulement de la vie larvaire, on observe ainsi une croissance notable des tubes de Malpighi ; cette croissance, due uniquement à une augmentation de taille des cellules, amène certes un allongement et un épaississement des tubes ; elle est aussi suivie d'un accroissement considérable de la taille des noyaux des cellules malpighiennes, dont le diamètre passe de 2 à 3 microns au premier stade à 20 à 30 microns au dernier. Peut-être une telle augmentation de la masse de matériel nucléaire est-elle due à une succession d'endomitoses, comme c'est fréquemment le cas dans certaines cellules larvaires d'endométaboles ; dans les tubes de Malpighi de la larve de l'Hyménoptère Apide *Melipona quadrifasciata*, MELLO et TAKAHASHI (1969), ont noté une polyploidie allant jusqu'à 32 η .

Lors du dernier stade larvaire, les tubes de Malpighi mesurent environ 8 mm, soit 2 mm pour la branche ascendante, et 6 mm pour la branche descendante dont 2,8 mm de cryptonéphridiés. Leur insertion sur le tube digestif s'effectue très exactement à la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur. Sur coupe longitudinale, on observe que, au niveau de l'insertion, les cellules de l'intestin moyen se continuent avec les cellules malpighiennes, mais leur bordure en brosse se réduit presque complètement ; les cellules du proctodeum y sont très réduites.

Dans la région cryptonéphridiée, les tubes sont séparés de la cavité hémocœlienne par une membrane à deux feuillets, entre lesquels sont logées des trachéoles. Les tubules sont constitués par une rangée de cellules malpighiennes normales, mais dont les microvillosités sont souvent agglutinées et peu distinguables. Ils comportent aussi des cellules plus petites pouvant être orientées dans les diverses directions et comparables aux leptophragmes ou aux cellules en coupole décrites chez les Coléoptères cryptonéphridiés (SAINI, 1964) ; on peut se demander si on n'est pas là en présence de cellules non concernées par les phénomènes d'endomitoses envisagées ci-dessus.

Les tubes de Malpighi larvaires entrent en dégénérescence dès le début de la pupaison ; leurs contours deviennent informes et leur cytoplasme se vacuolise ; les noyaux acquièrent une forme irrégulière. Bientôt, seule persiste la membrane basale anhiste. Cette lyse du tissu malpighien semble uniquement de nature biochimique ; l'intervention d'aucun phagocyte n'y a été observée.

Très tôt, apparaissent, à la jonction des intestins moyen et postérieur, des bourgeons formés de petites cellules, et qui se creusent pour former les tubes de Malpighi imaginaux.

Chez la mésonymphe, les ébauches malpighiennes imaginaires, déjà bien individualisées, partent d'un bouchon cellulaire bien caractérisé, qui sépare l'intestin moyen de l'ébauche proctodéale. Au stade suivant (pronyphe), les tubes de Malpighi sont plus allongés, cependant que le bouchon cellulaire sur lequel ils sont insérés a beaucoup régressé ; les tubules imaginaires sont totalement formés chez la nymphe, et l'amas cellulaire à partir duquel ils se sont formés a disparu.

Les observations effectuées semblent montrer que les tubes de Malpighi imaginaires de *Croesus septentrionalis* sont issus d'un anneau cellulaire bien individualisé et tout à fait distinct de l'anneau postérieur dont est issu l'iléon imaginal.

Les tubes de Malpighi imaginaires, au nombre d'une trentaine, insérés à la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur, mesurent environ 1,5 mm de longueur et 40 μ de diamètre, et sont libres dans la cavité générale. Ils sont enveloppés par une basale anhiste et sont constitués par une couche de 6 à 8 cellules malpighiennes typiques à noyaux petits, parmi lesquelles sont intercalées de petites cellules sans bordure en brosse rappelant celles qui sont observées chez la larve.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- MELLO M. L. S., TAKAHASHI C. S., 1969. The post-embryonic changes in *Melipona quadrifasciata anthidioides* LEP. (Hym., Apoidea). V. Polyploidy in the larval Malpighian tubules. *Cytologia*, **33** (4), 369-374.
- QUILLÉVÉRÉ D., 1971. Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de *Croesus septentrionalis* L. (Hym. Tenthredinidae). Thèse Doct. 3^e cycle, Biologie animale, Rennes.
- SAINI R. S., 1964. Histology and physiology of the cryptonephridial system of Insects. *Trans. R. Ent. Soc. London*, **116**, 347-392.

**ÉVOLUTION DE L'APPAREIL MALPIGHIEN
AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE
CHEZ *GROMPHADORHINA PORTENTOSA* SCHAUM, 1853.
INSECTE DICTYOPTÈRE**

P. RAZET, J. C. LEFEUVRE et O. LECONTE

*Laboratoire de Zoologie générale et d'Écophysiologie,
Faculté des Sciences biologiques,
Université de Rennes, 35031 Rennes Cedex*

En 1878, SCHINDLER a montré qu'il existe, chez les Insectes, une relation entre le volume du corps et la surface de filtration offerte par les tubes de Malpighi. Ainsi, d'après cet auteur, la chenille du Lépidoptère *Gastropacha*, avec 6 tubes, possède une surface de filtration de 500 mm² par g, d'Insecte tandis que, chez la Blatte *Periplaneta*, les 60 tubes présents n'offrent que 412 mm² par g, d'Insecte.

Afin que puisse être maintenue une telle relation, il est nécessaire que l'augmentation générale de taille du corps de l'Insecte, pendant la croissance, soit accompagnée de l'accroissement de la surface malpighienne de filtration. C'est ce que nous nous proposons de vérifier chez le Dictyoptère *Gromphadorhina portentosa*.

Le nombre de tubules a été déterminé à chaque stade larvaire. La dissection a été effectuée dans une solution d'éthanol à 30°C ; les tubes ont tous été repliés d'un côté, puis ramenés un à un sur l'autre côté afin de pouvoir être comptés sans risque d'erreur. Grâce à une étude biométrique préalable (O. LECONTE, 1968), la détermination des 4 premiers stades larvaires a pu être effectuée avec certitude. Une difficulté a surgi à partir du 5^e stade, due au fait que certains sujets se développent en 7 stades et d'autres en 8, la biométrie ne permettant pas de savoir si on est en présence d'un individu se développant en 7 ou en 8 stades.

Malgré cette difficulté, des larves à tous les stades ont été étudiées ; certains résultats ont dû en conséquence, être interprétés avec prudence. La larve sortant de l'oothèque possède 3 groupes de deux (exceptionnellement de 3) tubes primaires. Pendant chacun des stades larvaires, il y a formation, pas toujours absolument synchrone, de tubes secondaires. Ces derniers, toujours distinguables des 6 tubes primaires, par leur diamètre plus faible, apparaissent en arrière du point d'insertion des premiers. Il s'ensuit que les tubes secondaires sont eux-mêmes rassemblés en 3 groupes, en général, mais non toujours d'égale importance, et accolés aux groupes de tubules primaires. Ce nombre de tube de chaque groupe a été déterminé ; les trois chiffres ont été additionnés pour chacun des stades larvaires. Ainsi, a été obtenu, pour 10 individus en moyenne pour chaque stade larvaire, le nombre total de tubes de Malpighi. Ce nombre a été également déterminé chez 10 adultes de chaque sexe. L'ensemble des résultats ainsi obtenus est rassemblé dans le tableau 1. Les observations effectuées ont ainsi montré que le nombre de tubes de Malpighi augmente pendant chacun des stades de développement post-embryonnaire ; il ne varie plus chez l'adulte.

La construction d'un graphique représentant l'évolution du nombre de tubes de Malpighi ou de leur longueur au cours de la vie larvaire en fonction de la croissance d'un organe de référence comme le fémur mésothoracique (qui présente une croissance isométrique par rapport au corps) montre que les différents points s'ordonnent le long d'un nuage aplati, ce qui indique une bonne

corrélation ; l'absence de sous-ensemble correspondant aux divers stades de l'Insecte et caractérisant les graphiques représentant la croissance relative de deux organes chitineux, est imputable aux variations individuelles et surtout à l'évolution des tubes de Malpighi au cours d'une intermue (fig. 1).

TABLEAU I

Nombre de tubes de Malpighi aux différents stades larvaires

Les chiffres placés sur les lignes supérieures correspondent au nombre de tubes en début de stade ; les chiffres placés sur les lignes inférieures correspondent au nombre de tubes de larves d'âge non déterminé avec certitude.

Individus	N°												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
St. 1	6 27	6 22	6 22	6 21	6 25	6 32	6 21	6 22	6 28	6 28			
St. 2	22 32	25 45	28 47	23 45	23 51	21 35	29 45	33 44	27 45	26 35			
St. 3	93	75	48	78	77	66	51	43	49 71				
St. 4	84	101	102	100	124	85	93	80	68	90	100 125	91 117	
St. 5	187	155	104	110	90 116	141							
St. 6	182	178	106	195	151	131	101	204	144	224	206	133	205
St. 7	209	160	135	207	165	172	131	177					
Adulte mâle	172	178	183	203	190	144	209	157	160	200			
Adulte femelle	152	211	142	152	198	220	254	216	167	148			

En effet, on peut considérer que la formation des tubes pendant un stade larvaire s'effectue en trois phases : 1) après chaque mue larvaire, il y a bourgeonnement des tubes nouveaux caractéristiques du stade ; 2) pendant la majeure partie du stade larvaire considéré, les tubes formés s'accroissent ; 3) à la fin du stade, a lieu la différenciation finale des cellules.

L'accroissement de la surface malpighienne s'effectue chez *Gromphadorhina* selon un mode assez semblable à celui qui a été décrit chez une autre Blatte : *Blatta orientalis* L. (HENSON, 1937). Cette espèce possède à l'éclosion 4 tubules primaires, auxquels s'ajoute, pendant les divers stades larvaires, un nombre variable de tubes secondaires, disposés en 6 groupes.

Par cette modalité, de façon très générale, le Polynéoptère adopte la surface de filtration malpighienne à son augmentation de volume, mais le processus peut présenter des caractères particuliers à chaque espèce (cf. pour *Schistocerca*, SAVAGE, 1956).

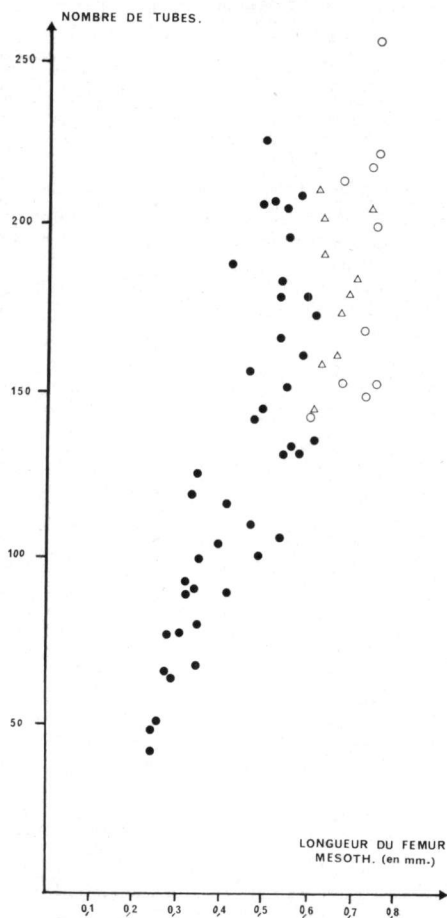


FIG. 1. — Relations entre le nombre de tubes de Malpighi et la longueur du fémur mésothoracique chez les larves ●, chez les adultes mâles △ et chez les adultes femelles ○ de *Gromphadorhina portentosa*

TABEAU 2

Croissance des tubules malpighiens chez Dysdercus fasciatus

Stades	Longueur du tube digestif (mm)	Longueur d'une anse malpighienne (mm)
Larve II { milieu	4,9	5,3
{ début.....	3,5	3,7
Larve III.....	7,2	8,0
Larve IV	10,4	10,9
Larve V { milieu	24,3	19,1
{ début.....	18,9	15,6
Imago	29,3	29,1

On sait que chez les Paranéoptères, Hétérométaboles Oligonéphridies, un résultat équivalent est obtenu par une augmentation de la taille des 4 tubules présents. Ceci a été observé en particulier par SRIVASTAVA et BAHADUR (1960) chez l'Hétéroptère *Dysdercus koenigii* FABR. et par nous-mêmes chez l'espèce voisine *Dysdercus fasciatus* SIGN. (tabl. 2).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- HENSON H., 1944. The development of the Malpighian tubules of *Blatta orientalis* (Orthoptera). *Proc. Roy. Ent. Soc. London*, **19**, 73-91.
- LECONTE O., 1968. Contribution à l'étude de la croissance externe et de l'organogenèse malpighienne chez *Gromphadorhina portentosa* SCHAUM. (Ins. Dictyoptère). Thèse Doct. 3^e cycle, Fac. Sci. Rennes.
- SAVAGE A. A., 1956. The development of the Malpighian Tubules of *Shistocerca gregaria* (Orthoptera). *Quart. J. Micro. Sci.*, **97**, 599-615.
- SCHINDLER E., 1878. Beiträge zur Kenntniss der malpighischen Gefässe der Insecten. *Zeits. Wissenschaft. Zool.*, **30**, 587-660.
- SRIVASTAVA U. S., BAHADUR I., 1961. The development of the Malpighian tubules in *Dysdercus koenigii* (Hemipt. Pyrrhocoridae). *Quart. J. Micr. Sci.*, **102**, 347-360.

DIFFÉRENCIATION DE L'APPAREIL MALPIGHIEN DE LA LARVE A L'ADULTE CHEZ *GALLERIA MELLONELLA* L. (LÉPIDOPTÈRE, PYRALIDE)

B. LE GARFF

Laboratoire de biologie animale 1^{er} cycle,
Faculté des Sciences biologiques,
Université de Rennes I., 35031 Rennes Cedex

Pour la plupart des Lépidoptères étudiés jusqu'à présent, le système malpighien offre une morphologie très voisine chez les larves et chez les adultes. Ces ressemblances au moins superficielles expliquent que les auteurs aient admis un simple remaniement du système lors de la métamorphose.

Pourtant, des divergences notables existent entre les deux ensembles, et des cas particuliers d'évolution ont déjà été signalés pour les Tinéides et deux Pyralides dont *Galleria*.

Le système malpighien de la larve de *Galleria* est d'un type tout à fait classique : composé de six tubes longs et sinueux, il forme un double système de boucles au niveau de l'intestin moyen et s'étend vers l'intestin postérieur où il comporte une région cryptonéphridiée. Ces tubes sont répartis en deux groupes drainés par deux collecteurs latéraux qui débouchent à la limite des deux régions intestinales déjà citées.

Dès l'éclosion, la larve présente déjà un système de ce type, toutes proportions gardées. L'ensemble est alors formé de petites cellules dont les noyaux sphériques mesurent 3 à 4 μ de diamètre. Lors du développement larvaire, les cellules vont croître considérablement, sans se multiplier, leur noyau devenant très volumineux et lobé, par endomitoses successives (jusqu'à 240 μ de long).

Au niveau de la jonction entre les canaux collecteurs et les tubes proprement dits, on distingue dès le premier stade, une dizaine de cellules un peu resserrées dont la destinée va être totalement différente : Elles vont garder leur petite taille et leur caractère indifférencié, mais se multi-

plier au cours de la vie larvaire. Elles sont au nombre d'une vingtaine au stade 2, d'une quarantaine au stade 3, et d'environ quatre-vingts au stade 4. Ainsi à chacun des 7 stades larvaires, au moment qui précède l'exuviation, on constate une duplication de ces cellules privilégiées qui se disposent en un anneau comportant 500 à 600 éléments au dernier stade et plus de mille à la mue nymphale, et qui contrastent avec tout le reste du système. Les mitoses n'ont jamais pu être observées directement, mais ont été étroitement localisées dans le temps par des dissections nombreuses.

Sans préjuger de la sensibilité des cellules de cet anneau aux conditions hormonales, il faut souligner leur liaison étroite avec le cycle des mues, celui-ci pouvant d'ailleurs être modifié par les conditions trophiques.

Leur synchronisme avec les mitoses tégumentaires signalées par BARBIER pourrait être un argument en faveur de l'origine ectodermique proposée par HENSON pour les éléments malpighiens.

Lors de la *métamorphose*, contrairement à ce qui est admis pour la plupart des lépidoptères, le système malpighien est remplacé et l'anneau cellulaire cité plus haut a la valeur d'un disque imaginal puisqu'il est à l'origine de la totalité du système adulte.

Un peu avant la mue nymphale, lors du dernier vagabondage de la chenille ou « montée », le système larvaire commence à régresser et s'histolyse pour disparaître totalement vers la 48^e heure après cette mue. Seuls persistent les deux canaux collecteurs qui portent les disques imaginaires. Dès le début de la nymphose, la base du collecteur se raccourcit tandis que la zone du disque se gonfle, puis se lobe en quartiers qui se lobent à leur tour, l'ébauche ainsi formée prenant, vers 20 heures, l'aspect d'une petite grappe très serrée. Cette mise en place lente de l'ébauche correspond à la disparition des structures larvaires et contraste avec la croissance rapide qui suit :

chacun des éléments va s'allonger par croissance des cellules déjà existantes jusqu'à la 75^e heure. Le système prend alors un aspect chevelu et ramifié, et les tubes qui le forment, très grêles, atteignent leur longueur maximale. Ils vont ensuite s'épaissir et se percer d'une lumière jusqu'à la mue imaginale qui survient entre le 7^e et le 8^e jour suivant la mue nymphale.

Ainsi pendant une période de 60 heures, soit un tiers environ de la vie nymphale, l'organisme s'est trouvé démuné d'appareil malpighien fonctionnel.

Le système adulte, produit de toutes pièces par les disques imaginaires, diffère totalement de celui de la larve : c'est une double arborisation dont les ramifications sont nombreuses et aveugles. Ce système, caractéristique de *Galleria*, diffère également de celui des autres Lépidoptères adultes et sa mise en place paraît constituer un mécanisme presque exceptionnel.

Malgré les différences signalées entre les systèmes larvaire et adulte, on constate une constante histologique et ultrastructurale, et seulement des variations topographiques de la taille des éléments cellulaires :

Chez la larve, les branches montantes distales ont des cellules plus hautes et une bordure en brosse plus épaisse que les branches descendantes proximales.

Chez l'adulte, ces caractères sont rigoureusement inversés : les branches principales proximales ont des cellules plus hautes, avec une bordure en brosse plus développée que les extrémités ramifiées distales.

Deux questions importantes restent posées :

— cette inversion de disposition est acceptable dans le cas de *Galleria*, où il y a néoformation du système adulte. Elle existe également et reste à expliquer chez les autres Lépidoptères où le système adulte résulte, selon les auteurs, de la simplification du système larvaire dont seule la partie cryptonéphridiée a disparu et dont le reste a été conservé et seulement remanié ;

— d'autre part, une population de cellules indifférenciées très nombreuses existe chez les larves de toutes les espèces de Lépidoptères étudiées jusqu'ici, à un niveau homologue de celui du disque imaginal de *Galleria*. Doit-on admettre, comme HENSON, que cet anneau n'a aucun rôle ?

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARBIER R., 1971. *Recherches sur la morphogenèse tégumentaire d'un insecte holométabole: Galleria mellonella L. (Lépidoptère Pyralidae)*. Thèse, Rennes.
- HENSON H., 1933. The development of the alimentary canal of *Pieris brassicae* and the endodermal origin of the malpighian tubules of insects. *Quart. J. Micr. Sc.*, **75**, 283-305.
- HENSON H., 1937. The structure and post-embryonic development of *Vanessa urticae* (Lepidoptera). The larval malpighian tubules. *Proc. Zool. Soc.*, 161-174.
- LE GARFF B., ALLEGRET P., 1973. Mise en place au cours de la vie larvaire de *Galleria mellonella* L. (Lépidoptère Pyralidae) d'un disque imaginal responsable de la formation des tubes de Malpighi de l'adulte. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **276**, D, 2203-2206.

LA DIFFÉRENCIATION DES CELLULES DE L'ÉPITHÉLIUM INTESTINAL DE *GALLERIA MELLONELLA*

G. PLANTEVIN

avec la collaboration technique de C. MAILLER

*Laboratoire de Biologie,
Institut national des Sciences appliquées,
69621 Villeurbanne*

Le problème soulevé ici est celui du rôle et du mode d'action de l'Hormone Juvénile (HJ) dans la différenciation des cellules épithéliales du mésentéron de *Galleria mellonella*. J'envisagerai successivement trois points :

- structure et évolution de l'épithélium intestinal ;
- rôle de l'HJ dans la différenciation des cellules épithéliales ;
- mode d'action de cette hormone.

A. — *Structure de l'épithélium intestinal de Galleria mellonella.* *Modifications en fonction des mues et métamorphoses*

Cette étude ayant fait l'objet d'une publication détaillée (PLANTEVIN et NARDON, 1970), je me bornerai à rappeler que l'épithélium larvaire se caractérise par l'existence de deux catégories de cellules : cylindrique et caliciforme, issues des cellules basales. Il existe des renouvellements partiels de l'épithélium au cours des intermues et des rénovations totales lors des mues.

L'épithélium pronymphal, mis en place chez la larve terminant le filage de son cocon, ne renferme au contraire qu'un seul type cellulaire, proche du cylindrique.

B. — *Rôle de l'hormone juvénile dans la différenciation des cellules épithéliales*

Parmi les nombreuses différences de composition du milieu intérieur entre les stades larvaire et pronymphal on peut souligner celle concernant le taux d'HJ. SEHNAL (1968) a mis l'accent sur l'action de cette hormone au niveau de la morphologie du tube digestif et PIEPHO (1963) a souligné les modifications histologiques de cet organe consécutives à des greffes.

J'ai personnellement repris l'étude de l'action de l'HJ *in vivo* et *in vitro*.

1. *Action de l'HJ in vivo.*

L'injection ou l'ingestion d'HJ ⁽¹⁾ à des larves de dernier stade permet d'obtenir :

— des larves de stade surnuméraire. Elles sont caractérisées par un épithélium intestinal typiquement larvaire ; mais au moment de la nymphose, le synchronisme des processus de différenciation n'existe plus : on peut trouver côte à côte des cellules cylindriques, caliciformes, pronymphales ;

— des intermédiaires larve-chrysalide. Dans ce cas il y a coexistence très étroite de deux types épithéliaux (larvaire et pronymphal) extrêmement tranchés avec prédominance de tel ou tel suivant l'intermédiaire obtenu.

2. *Action de l'HJ in vitro.*

Des intestins mis en culture dans un milieu entièrement synthétique subissent immédiatement une évolution comparable au déclenchement de la métamorphose (NARDON et PLANTEVIN, 1968) : il n'est pas rare d'obtenir des cellules allongées rappelant grossièrement les cellules pronymphales mais on n'observe jamais la différenciation de cellules caliciformes.

L'adjonction d'HJ au milieu de culture permet d'obtenir des cellules caliciformes, incomplètement différenciées, mais très nettes. Il est ainsi prouvé que l'hormone agit bien au niveau de l'organe.

Nous avons donc montré que, tant *in vivo* qu'*in vitro*, l'HJ intervient de façon très directe dans la différenciation des cellules basales. Mais à quel niveau se situe cette action ?

C. — *Mode d'action de l'hormone juvénile*1. *Richesse en ARN des cellules basales.*

Dès reconstitution des nids, les cellules basales se caractérisent par une grande richesse en ARN très facilement mise en évidence histologiquement.

D'ailleurs, la présence d'actinomycine D dans les milieux de culture n'empêche pas le démarrage de la métamorphose du mésentéron (activation des nids, confluence et allongement des cellules, mise en place, par endroit, d'un espèce d'épithélium pronymphal). Les cellules utilisent vraisemblablement pour leur synthèse protéique des ARN messagers synthétisés antérieurement.

In vivo certains nids n'utilisent ces ARN qu'au moment de la croissance des cellules basales, c'est-à-dire à la mue suivante (larvaire ou nymphale). D'autres nids au contraire sont « utilisés » puis reconstitués au cours du dernier stade larvaire, parfois très tardivement. Le taux d'HJ diminuant à l'approche de la nymphose, les synthèses d'ARN dans les différents nids n'ont pas lieu dans le même environnement hormonal. Or, lors du filage, tous les nids évolueront de la même manière. Il est donc possible de conclure que l'HJ n'intervient sûrement pas lors de la synthèse des ARN suivant la reconstitution des nids.

2. *Action de l'actinomycine D in vivo.*

Lorsque des larves ayant reçu une injection d'actinomycine D commencent à filer, on constate que les nids de cellules basales intestinales sont activés. Il deviennent ensuite plus ou moins confluent et les cellules s'arrangent incomplètement en un espèce d'épithélium, comme dans le cas des cultures. Les larves peuvent nymphoser avec cet épithélium indifférencié. L'actinomycine D, en bloquant les synthèses d'ARN, autorise un certain développement des cellules basales mais ne permet pas leur croissance et leur différenciation complète.

⁽¹⁾ Il s'agit de la dl juvénile hormone (méthyl dl-*trans, trans, cis*-10-époxy-7-éthyl-3, 11-diméthyl-2,6 tridécaénoate) obligeamment fournie par le docteur H. RÖLLER que je remercie vivement.

3. *Étude autoradiographique des synthèses d'ARN.*

L'utilisation d'Uridine tritiée en injection ou en solution dans le milieu d'incubation a permis de montrer qu'il existe lors de chaque « mue intestinale » :

- une phase de synthèse avant la mue, au niveau des nids activés ;
- une phase de synthèse après la mue intéressant les nids reconstitués. Ce phénomène est plus net à la mise en place de l'épithélium pronymphal ; ceci n'est pas étonnant compte tenu de ce que nous savons du synchronisme survenant à ce moment.

4. *Action de l'HJ, en faible dose, sur des larves en cours de filage.*

L'injection de petites quantités d'HJ à des larves de plus en plus proches de la fin du filage montre que l'hormone est capable d'intervenir très tardivement. Tant que les cellules ne sont pas engagées dans le processus de différenciation lors de l'application de l'HJ, elles peuvent donner des cellules caliciformes typiques. Au contraire, plus avant dans le stade, il est probable que l'hormone agit sur des cellules déjà en voie de différenciation ; elles sont tout de même modifiées. Or, à ce moment, la vague de synthèse des ARN est très proche de son terme. On peut donc supposer que l'HJ intervient :

- soit au niveau des synthèses protéiques, ce qui est peu vraisemblable ;
- soit au niveau des synthèses d'ARN, ceci étant beaucoup plus conforme à ce que l'on sait, de son mode d'action (BASSI and FEIR, 1972 ; SCHNEIDERMAN, 1971 ; WILLIAMS and KAFATOS 1971). Dans ce cas il faut admettre que l'intervention de l'HJ orientant les synthèses d'ARN vers la voie des cellules caliciformes peut se produire jusqu'à la toute dernière phase de développement des cellules épithéliales.

L'hypothèse que nous avons formulée précédemment (PLANTEVIN et NARDON, 1970, p. 48) peut être reprise et complétée ainsi :

- la première phase de synthèse d'ARN, immédiatement après la reconstitution des nids, pourrait correspondre à la mise en place des ARN ribosomiaux et d'un premier lot d'ARN messagers autorisant un certain développement des cellules basales, un espèce de « tronc commun » observable en toutes circonstances (culture, action de l'actinomycine) ;
- lors du déclenchement de la métamorphose cette évolution se poursuivrait soit dans le sens des cellules pronymphales en l'absence d'HJ, soit vers les cellules caliciformes et cylindriques en présence d'HJ, l'hormone agissant donc au niveau de la deuxième vague de synthèse d'ARN.

De toute façon les cellules épithéliales du mésentéron de *Galleria mellonella* constituent une cible très sensible à l'HJ et sont capables de répondre très rapidement à des quantités très faibles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- LE GARFF B., 1973. Contribution à l'étude de la métamorphose du système malpighien de *Galleria mellonella* L. (Lépidoptère Pyralidae). *Bull. Soc. Zool. France* (sous presse).
- BASSI S., FEIR D., 1972. Effects of actinomycin D and puromycin on RNA and protein synthesis in *Oncopeltus fasciatus* after juvenile hormone treatment. *Comp. Biochem. Physiol.*, **41** B, 771-776.
- NARDON P., PLANTEVIN G., 1968. La métamorphose du mésentéron de *Galleria mellonella*. Étude histologique en culture. Influence de divers facteurs (Actinomycine, Puromycine, Ecdysone, Hormone juvénile). Session d'Embryologie expérimentale des Invertébrés, Clermont-Ferrand.
- PIEPHO H., 1963. Wirkung des Juvenilhormons auf den Mitteldarm der Wachsmotte. *J. Insect Physiol.*, **9**, 713-719.
- PLANTEVIN G., NARDON P., 1970. Histologie et activité sécrétoire de l'intestin moyen des larves de *Pieris brassicae* et *Galleria mellonella*. Évolution au cours de la mue larvaire et de la nymphose chez *Galleria mellonella*. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2** (1), 25-50.
- SCHNEIDERMAN H. A., 1971. The strategy of controlling pests with growth regulator. *Bull. Soc. Ent. Suisse*, **44**, 141-149.
- SEHNAL F., 1968. Influence of the corpus allatum on the development of internal organs in *Galleria mellonella*. *J. Insect. Physiol.*, **14**, 73-86.
- WILLIAMS C. M., KAFATOS F. C., 1971. Theoretical aspects of the action of juvenile hormone. *Bull. Soc. Ent. Suisse*, **44**, 151-162.

DEUXIÈME SÉANCE

ÉTUDE QUANTITATIVE DU DÉPÔT D'ENDOCUTICULE EN FONCTION DE L'ÂGE CHEZ UN INSECTE ADULTE : *PERIPLANETA AMERICANA*

Anne BERNARD

*Laboratoire d'Éthologie,
U. E. R. Sciences du Comportement et de l'Environnement.
B. P. 250 A, 35500 Rennes-Beaulieu*

Chez le Criquet, NEVILLE (1963, 1965) a montré en de nombreuses régions du squelette (ligaments élastiques du système alaire, fémur, tibia), une croissance post-imaginale du dépôt d'endocuticule.

Nous exposons ici les résultats d'une étude quantitative du dépôt d'endocuticule, en fonction de l'âge de l'imago chez *Periplaneta americana*.

1. — Matériel et méthode

Les Blattes utilisées pour cette étude sont prélevées à la mue imaginale dans un élevage comprenant des adultes des deux sexes, des larves et des œufs. L'élevage est placé dans une pièce thermostatée : température 24°C-26°C, hygrométrie 60-85 p. 100, photopériode 16 h/8 h (lumière artificielle de 6 h à 22 h). Tous les deux jours, un lot de 5 à 10 Blattes mâles et femelles venant de muer (mue imaginale) est isolé dans une petite cage grillagée d'un côté, recouverte d'une vitre et placée dans la pièce thermostatée.

Nous avons préféré étudier le dépôt d'endocuticule à l'apex des apophyses pleurales car cette région est plane, ce qui facilite les mesures par les méthodes que nous utilisons. Les apophyses pleurales sont des replis cuticulaires latéro-internes des pleurites. De forme triangulaire (hauteur 1,7 mm), elles relient le rebord pleural à l'apophyse sternale, ceci à proximité de l'articulation dorsale du coxa. Les deux apophyses pleurales mésothoraciques correspondent aux deux pattes mésothoraciques, elles servent d'attaches aux muscles squelettiques dorso-ventraux.

Après dissection puis coloration au Magenta, les apophyses pleurales sont montées entre lame et lamelle. Le schéma du dépôt d'endocuticule à l'apex des apophyses pleurales est reproduit sur papier bristol, d'après projection au microscope, puis découpé et pesé à la balance de précision. La surface du papier étant proportionnelle à la surface du dépôt d'endocuticule, nous comparons les surfaces.

2. — Résultats

Les 112 valeurs obtenues sur une période de 37 jours, ne permettent pas de tracer immédiatement une courbe car la dispersion est grande, tant chez les mâles que chez les femelles. Néanmoins, un traitement statistique des résultats à la Programma P 101 (Olivetti), nous permet d'établir une courbe de la surface du dépôt d'endocuticule en fonction de l'âge après la mue imaginale. Nous constatons qu'elle ne passe pas par l'origine : un dépôt mesurable existe déjà au moment de la mue imaginale. Ce dépôt s'accroît d'une façon linéaire jusqu'au 21^e jour. L'équation de la droite de régression linéaire est alors

$$y = 1,18x + 10,54$$

la corrélation étant de 0,77. Entre 21 et 37 jours la surface du dépôt ne varie guère.

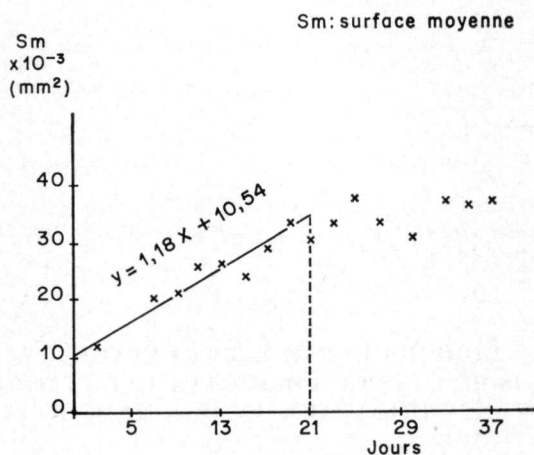


FIG. 1. — Courbe de la surface du dépôt d'endocuticule en fonction de l'âge après la mue imaginale

3. — Discussion

Nous venons d'effectuer une étude quantitative du dépôt d'endocuticule en un point précis (apophyses pleurales mésothoraciques) de *Periplaneta* d'après montages *in toto* colorés au Magenta et observés au microscope optique. Un examen des ces préparations non colorées au microscope à contraste de phases, montre l'existence de couches alternativement claires et sombres. Sur nos préparations, il est difficile de dénombrer ces couches à cause de la double épaisseur (les apophyses pleurales sont des replis cuticulaires).

D'après NEVILLE (1965, 1967) cet aspect en couches du dépôt chez un Criquet élevé en photopériode, est dû à un changement d'orientation des fibres de chitine dans l'endocuticule. La nuit, les fibres déposées unidirectionnellement donnent un aspect lamellé (couche sombre) alors que le jour elles subissent une rotation hélicoïdale (couche claire). C'est cet aspect ultrastructural de l'endocuticule qui a été étudié par les différents auteurs principalement chez les Orthoptères, les Hétéroptères et les Coléoptères.

Notre méthode est assez différente, nous étudions la croissance globale en mesurant des variations de surface. Cependant, nous allons tenter de comparer nos résultats avec ceux fournis par la bibliographie. Le profil de la courbe de croissance du dépôt d'endocuticule à l'apex des apophyses pleurales mésothoraciques de *Periplaneta americana* juste après la mue imaginale, est très semblable à celui de la courbe qui représente le nombre de couches en fonction de l'âge

dans l'endocuticule du fémur ou du pronotum du Coléoptère *Oryctes rhinoceros* (ZELAZNY et NEVILLE, 1972).

La question qui se pose est de savoir si la croissance observée à l'apex des apophyses pleurales durant les 21 jours qui suivent la mue imaginale, correspond à un accroissement de l'endocuticule, uniquement par augmentation du nombre de couches. En effet selon CONDOULIS et LOCKE (1966) chez les Lépidoptères, à la croissance du dépôt par augmentation du nombre de couches, s'ajoute une croissance en épaisseur de ces mêmes couches. Comme pour cet auteur, la croissance en épaisseur des couches est due à l'alimentation, des expériences de privations de nourriture devraient nous permettre de répondre à cette question. Ces expériences nous permettront également de savoir si les variations individuelles observées chez des Blattes de même âge, peuvent être attribuées à la nourriture prise en quantité plus ou moins grande.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CONDOULIS W. V., LOCKE M., 1966. The deposition of endocuticle in an Insect, *Calpodes ethlius* STOLL. *Lepidoptera hesperiidae*. *J. Insect Physiol.*, **12** (3), 311-323.
- NEVILLE A. C., 1963. Daily growth layers in locust rubber-like cuticle influenced by an external rhythm. *J. Insect Physiol.*, **9** (2), 177-186.
- NEVILLE A. C., 1965. Chitin lamellogenesis in locust cuticle. *Quart. J. micr. Sci.*, **106** (3), 269-86.
- NEVILLE A. C., 1965. Circadian organization of chitin in some insect skeletons. *Quart. J. micr. Sci.*, **106** (4), 315-25.
- NEVILLE A. C., 1967. Chitin orientation in cuticle and its control. *Adv. Insect Physiology*, **4**, 213-286.
- ZELAZNY B., NEVILLE A. C., 1972. Endocuticle layer formation controlled by non-circadian clocks in beetles. *J. Insect Physiol.*, **18** (10), 1967-79.

MORPHOGENÈSE TÉGUMENTAIRE DE *PERIPLANETA AMERICANA* L. *IN VITRO*. MODÈLES EXPÉRIMENTAUX ET PREMIERS RÉSULTATS

Ph. CALS et C. LANDUREAU

Laboratoire de Zoologie,
Laboratoire de Biologie cellulaire du P. C. E. M.,
Université de Paris VI^e

La culture *in vitro* de cellules d'origine embryonnaire ou hémocytaire de *Periplaneta americana*, dans un milieu aussi bien défini que ceux utilisés pour les diverses catégories cellulaires de Vertébrés, a permis la mise au point d'un milieu S 20 (LANDUREAU, 1966).

Ce même milieu permet la culture de n'importe quelles catégories cellulaires de la blatte *P. americana*, sur une période de très longue durée, en particulier celles de l'épiderme et de la glande de mue. Nous disposons ainsi d'un matériel de choix pour l'étude de la morphogenèse tégumentaire.

Culture tégumentaire

Une étude structurale préalable de téguments étalés, observés au microscope photonique et au microscope électronique à balayage, a permis d'établir qu'à chaque cellule normale correspond une écaille cuticulaire présentant des éléments polarisés qui, dans les sclérites abdominaux, sont orientés vers l'arrière (CALS, 1973).

La technique de culture utilisée est originale par les méthodes de prélèvement et de mise en culture. Au moment de l'apolyse du dernier stade juvénile, après ablation de la future exuvie, un morceau du nouveau tégument du tergite abdominal est prélevé et disséqué alors que la cuticule est transparente et qu'elle n'a que 2 à 8 microns d'épaisseur.

La pièce tégumentaire est disposée dans l'interface liquide-air du flacon de culture, dans des conditions telles que le milieu nutritif assure un apport métabolique par la base des cellules émergées et que des échanges gazeux normaux puissent se réaliser par la surface externe de la cuticule dirigée vers le haut, ce qui réalise la situation la plus proche de la position physiologique normale.

Culture de la glande prothoracique

Prélevées lors de l'apolyse, les glandes prothoraciques mises en culture ne tardent pas à dégénérer à la suite d'une succession de pycnoses. Cette dégénérescence est complète au bout de 30 jours, il ne subsiste plus alors que l'axe musculaire ; elle est moins rapide que la dégénérescence normale qui s'achève 20 jours après le prélèvement.

Par contre, les glandes prothoraciques prélevées au début de la dernière intermue ne présentent aucune dégénérescence même après de longs délais pouvant atteindre dix mois. Il est trop tôt pour savoir si cela correspond à une activité sécrétoire, à une phase de repos réversible ou irréversible.

Modèles expérimentaux

A partir de ces premiers résultats et du maintien en survie prolongée d'autres organes, comme les ganglions nerveux, les corps allates, les ovaires, des expériences diverses associant ces organes peuvent être envisagées.

Avant d'aborder des associations complexes, les propriétés des organes cultivés isolés doivent être connues. Les premiers résultats obtenus concernent l'épiderme.

L'épiderme, cultivé en flottaison, sécrète pendant les quatre premières semaines une cuticule et les enzymes nécessaires à son évolution. En effet, des coupes montrent un accroissement continu d'épaisseur, pouvant dépasser 120 μ en six mois. En outre, une pigmentation s'effectue en 2 mois, elle est très ralentie par rapport aux phénomènes normaux qui se déroulent en cinq jours ; elle révèle cependant l'existence des synthèses enzymatiques qui interviennent dans ce processus.

Après les quatre premières semaines de latence, une néoformation tégumentaire apparaît. Sur un ou plusieurs bords du fragment initial qui s'est pigmenté, on remarque tout d'abord un liseré cuticulaire très fin et transparent. Ce liseré s'accroît de plus en plus. Une coloration nucléaire révèle dans cette zone une migration cellulaire dont l'origine et la genèse restent à préciser. Le microscope électronique à balayage permet de remarquer l'aspect amorphe de cette cuticule qui a perdu sa polarité apparente ; on remarque par contre des orifices glandulaires montrant que, seules les lignées de cellules glandulaires et de cellules banales, participent à la formation du nouveau tégument dont les cellules trichogènes sont exclues.

L'absence d'une catégorie cellulaire représente un des problèmes essentiels concernant la différenciation cellulaire du tégument des insectes. En effet, c'est à partir de « mitoses différentielles » de cellules normales que se forment les cellules trichogènes et tormogènes. Ces mitoses n'ont pas lieu pour la formation du tégument néoformé. Le problème qui se pose est de savoir si les cellules glandulaires de cette zone proviennent d'une mitose de cellules banales, ou si les cellules de chacune de ces lignées sont issues d'une migration de cellules appartenant à la même catégorie.

Ces problèmes n'ont pu être abordés que par la méthode de culture par flottaison : en effet les pièces immergées donnent des vésicules où la cuticule est infime, et ce sont ces vésicules qui ont été étudiées jusqu'à présent (MARKS, REINECKE, 1965).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CALS Ph., 1973. Polarité entéro-postérieure du tégument des arthropodes. Apport du microscope électronique à balayage dans l'analyse des structures cuticulaires à l'échelle cellulaire. *C. R. Acad. Sci.*, **277**, sér. D, 1021-1024.
- LANDUREAU J. Ch., 1966. Cultures *in vitro* de cellules embryonnaires de Blattes (insectes Dictyoptères). *Exper. Cell. Res.*, **4**, 545-566.
- MARKS E. P., REINECKE J. P., 1965. Regenerating tissues from the cockroach *Leucophaea maderae*: Effects of endocrine glands *in vitro*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **5**, 241-247.

**LA SÉCRÉTION DE LA PHÉROMONE SEXUELLE MÂLE
CHEZ LE CRIQUET PÈLERIN, *SCHISTOCERCA GREGARIA* FORSK.
ÉTUDE EXPÉRIMENTALE ET ULTRASTRUCTURALE
DE L'ÉVOLUTION DES FORMATIONS TÉGUMENTAIRES
AU COURS DE LA MATURATION SEXUELLE**

P. CASSIER et Catherine DELORME

Cytophysiologie des Arthropodes,
105, boulevard Raspail,
75006 Paris

Introduction

Après la mue imaginale, les mâles grégaires du Criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria* FORSK., présentent de notables modifications pigmentaires synchrones du développement de l'instinct sexuel et de l'aptitude à la copulation. En effet, immédiatement après cette mue, les jeunes imagos ont une livrée à dominante rose notamment au niveau des tibias métathoraciques ; la maturation sexuelle se traduit par l'apparition d'une coloration vive, jaune citron, tant sur le corps que sur les tibias postérieurs, par suite d'une accumulation de lipides et de caroténoïdes dans les cellules hypodermiques.

Les mâles mûrs libèrent une phéromone sexuelle qui déclenche chez les jeunes mâles ou femelles un comportement caractéristique et détermine, outre une accélération de la maturation sexuelle la synchronisation de ce processus dans la population, condition favorable à la pérennité de l'espèce. Selon M. NORRIS (1968) les mâles solitaires de *Schistocerca* élaboreraient également la phéromone sexuelle. Selon LOHER (1961) cette phéromone serait élaborée par les cellules « vacuolisées » de l'hypoderme qui comporterait deux types cellulaires définis par les caractéristiques de leurs noyaux. Ces données ont été partiellement complétées par les observations de THOMAS (1970), de STRONG (1970, 1971) et de KENDALL (1972) ; il est désormais établi que l'hypoderme de *Schistocerca* compte trois catégories cellulaires (cellules épithéliales, cellules glandulaires, cellules à canalicule) mais leurs relations mutuelles, leur différenciation au cours de la maturation sexuelle, l'origine des différences phasaires et des facteurs qui contrôlent l'activité des cellules glandulaires restaient à préciser.

Résultats

Chez les mâles grégaires mûrs la cuticule (70-75 μ), de constitution banale, est traversée sur toute son épaisseur par de nombreux canaux poraires et par les canaux évacuateurs (3 000 Å de diam.) qui, issus des cellules glandulaires, aboutissent à un pore bien visible en microscopie

à balayage. L'hypoderme (90 μ), à l'aspect pseudostratifié, séparé de la cuticule par un espace sous-cuticulaire mucopolysaccharidique d'importance variable, comporte les trois catégories cellulaires précédemment citées, aisément discernables par la forme, la localisation et les affinités tinctoriales de leur noyau et de leur cytoplasme. Les *cellules épithéliales*, les plus abondantes, constituent la partie supérieure de l'hypoderme et ne sont reliées à la lame basale que par de fins cordons cytoplasmiques (45 μ de long.) interposés entre les autres types cellulaires. Elles sont caractérisées par la présence de replis apicaux de la membrane plasmique, par le grand développement du réticulum endoplasmique granulaire et agranulaire et par l'extrême abondance des vacuoles « claires », parallélipédiques vraisemblablement lipidiques. Les *cellules glandulaires* irrégulièrement réparties, localisées à la partie basale de l'hypoderme reposent sur la lame basale par l'intermédiaire de 3 à 5 digitations trapues ou coniques. Elles ont la forme d'une urne de 35 à 50 μ de hauteur car à la partie apicale, la membrane plasmique invaginée limite une volumineuse vésicule sphérique (20-30 μ de diam.), garnie de microvillosités, où pénètre l'extrémité dénudée, dilatée en goulot, du canalicule évacuateur. Ces cellules présentent une nette polarité ; la région basale, infranucléaire, est envahie par un abondant ergastoplasme en « corbeille » ; la région périvésiculaire est riche en dictyosomes actifs, en grains de sécrétions opaques souvent accolés à la membrane plasmique, en vacuoles claires, en faisceaux de tubules. Les *cellules à canalicule* (15 à 20 μ de haut) coiffent « en cloche » les cellules glandulaires et envoient un prolongement dans la vésicule glandulaire correspondante. Ces cellules au cytoplasme réduit, pauvre en organites, sont remarquables par leur noyau à l'allure pycnotique, par l'élaboration d'un canalicule tubulaire (3 000 Å de diam.), cuticulaire, sinueux, dont la paroi épaisse (850 Å) est uniquement constituée d'épicuticule. L'hypoderme est associé à des œnocytes, à des trachéoblastes et particulièrement riche en formations sensorielles (sensilles) ; il est dépourvu de cellules glandulaires au niveau des jonctions myo-épidermiques.

Au cours de la maturation sexuelle, l'acquisition des caractères morphologiques et fonctionnels, propres aux téguments des mâles mûrs de *Schistocerca* est progressive. Elle se traduit par un épaississement de la cuticule (de 25 à 75 μ) et de l'hypoderme (de 6,5 à 90 μ), par un réarrangement de cet épithélium qui réellement unistratifié lors de la mue imaginale acquiert dès le 25^e jour, par suite notamment du grandissement des cellules glandulaires, un aspect pseudostratifié. Les *cellules épithéliales*, refoulées à la partie apicale de l'hypoderme, s'enrichissent en réticulum endoplasmique, en vacuoles claires, et, parallèlement, éliminent les granules « pigmentaires » (inclusions de type C de Kendall) caractéristiques des larves du dernier stade et des jeunes imagos, Les *cellules glandulaires* présentent un élargissement rapide de la vésicule centrale (de 5 à 20-30 μ). une prolifération de l'ergastoplasme alors que les dictyosomes, primitivement quiescents, élaborent dès le 10^e jour un nombre croissant de grains de sécrétion. L'évolution des multiples cellules glandulaires est légèrement asynchrone.

L'allatectomie pratiquée immédiatement après la mue imaginale inhibe la maturation sexuelle et ses manifestations éthologiques et pigmentaires. Quinze et vingt-cinq jours après cette opération l'hypoderme présente la même organisation unistratifiée et les mêmes caractères que celui des jeunes mâles. Les vésicules glandulaires restent de petite taille et il n'apparaît aucun grain de sécrétion. L'allatectomie pratiquée chez des mâles mûrs, âgés de 25 à 30 jours, détermine un arrêt rapide de l'activité sexuelle, un assombrissement de la pigmentation, une aplasie de l'hypoderme (de 90 à 15 μ). Les cellules épithéliales s'enrichissent, à leur partie basale, en granules pigmentaires. Dans les cellules glandulaires l'activité golgienne disparaît. Les grains de sécrétion présents en petit nombre 8 jours après l'opération ont totalement disparu 12 jours plus tard.

L'implantation de *corpora allata* actifs chez des imagos mâles allatectomisés dès la mue imaginale ou 30-35 jours plus tard permet l'apparition (1^{er} lot) ou le maintien (2^e lot) des caractères propres aux mâles mûrs normaux. Elle se traduit par une augmentation de la hauteur de l'hypoderme, par la disparition des granules pigmentaires épithéliaux, et par une stimulation de l'activité des cellules glandulaires. Ces manifestations sont toujours plus intenses après implantation de *corpora allata* de *Locusta* qu'après celle de *corpora allata* de *Schistocerca*.

Les téguments des imagos mâles solitaires et des femelles grégaires, à maturité sexuelle, sont moins épais que ceux des mâles grégaires mûrs (respectivement 30 et 15-25 μ) mais contiennent les mêmes catégories cellulaires. Les cellules épithéliales ne montrent aucune différence notable ; les cellules glandulaires moins nombreuses, de taille réduite (6 à 12 μ de haut), pourvues d'une petite vésicule (4-5 μ de diam.), élaborent un nombre très limité de grains de sécrétion ou sont inactives bien que chez ces animaux les corpora allata soient plus volumineux et plus actifs que ceux des adultes mâles grégaires.

Cette étude révèle qu'il n'existe, au niveau des téguments du Criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria*, aucune différence phasaire qualitative. Les différences d'ordre quantitatif affectent principalement le nombre et le niveau d'activité des cellules glandulaires. Si l'activité de ces cellules, chez les imagos mâles grégaires dépend de l'hormone gonadotrope il faut admettre que, chez les femelles grégaires et les imagos mâles solitaires dont les corpora allata sont particulièrement actifs, un facteur inhibiteur, de nature inconnue, intervient et freine l'action de cette hormone et de ce fait l'activité glandulaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- KENDALL M. D., 1972. Glandular epidermis on the tarsi of the desert locust, *Schistocerca gregaria* FORSKAL. *Acrida*, **1**, 121-147.
- LOHER W., 1961. Die Beschleunigung der Reife durch ein Pheromon des Männchens der Wüstenheuschrecke und die Funktion der corpora allata. *Naturwiss.*, **48**, 457-661.
- NORRIS M. J., RICHARDS M. J., EL MANGOURY M. A., 1968. Further experiments on the effects of social factors on the rate of sexual maturation in the Desert locust. *Nature*, **219**, 865-866.
- STRONG L., 1970. Epidermis and pheromone production in males of the Desert Locust. *Nature*, **228**, 285-286.
- STRONG L., 1971. Intracellular ducts in the epidermis of the male Desert Locust. *J. Insect Physiol.*, **17**, 1823-1831.
- THOMAS J. G., 1970. Probable pheromone secreting cells in the epidermis of mature males of *Schistocerca gregaria* FORSKAL (Orthoptera, Acrididae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, **45**, 125-135.

ÉTUDE PRÉLIMINAIRE DE L'ORGANISATION GÉNÉRALE ET DE LA DIFFÉRENCIATION FONCTIONNELLE DE LA GLANDE TERGALE DE *LEUCOPHAEA MADERAE*

P. PORCHERON

*Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés,
105, boulevard Raspail,
75006 Paris*

Les glandes tergaes sont des formations tégumentaires abdominales présentes chez les mâles de plusieurs espèces de blattes. Elles correspondent à une spécialisation glandulaire de l'hypoderme au niveau de certains tergites. Selon les données classiques, ces glandes sécrèteraient une phéromone sexuelle exerçant un effet attractif sur les femelles de la même espèce. Chez *Leucophaea maderae* seul le mâle élabore une phéromone sexuelle alors que, chez la plupart des autres espèces, la femelle est aussi attractive ; il possède au niveau du deuxième segment abdominal une glande tergale bien développée.

La glande tergale de *Leucophaea* correspond à la formation d'une dépression cuticulaire, bordée à sa partie postérieure par des replis tégumentaires donnant deux crêtes obliques. Ces

dernières, disposées transversalement, convergent pour former deux protubérances symétriques, blanchâtres, s'infléchissant au-dessus de la cupule. Les produits de sécrétion s'accumulent dans la zone déprimée sous forme d'une masse visqueuse à l'aspect de cire, composée de protéines riches en acides aminés aromatiques et de mucosubstances acides non-sulfatées. La différenciation de la glande se traduit par un épaississement général de la cuticule et de l'hypoderme. L'étude histologique de l'hypoderme au niveau du deuxième tergite permet de distinguer quatre catégories cellulaires :

- des œnocytes occupant la partie basale de l'hypoderme, surtout dans sa portion antérieure ;
- des cellules glandulaires, riches en grains de sécrétion, dont la membrane invaginée forme un manchon de microvillosités autour d'un canalicule de nature cuticulaire ;
- des cellules intercalaires de soutien riches en microtubules ;
- des cellules apicales, situées juste sous l'endocuticule, participant vraisemblablement à l'élaboration du canalicule.

Pendant toute la durée de la vie larvaire aucune différenciation morphologique particulière n'est observable. Elle existe chez le jeune imago dès la fin de la dernière mue. A ce moment le tégument est encore dépigmenté mais la morphologie externe de la glande tergale est identique à celle d'un mâle mûr.

Chez un adulte venant de muer ou âgé de moins d'un jour, une coupe longitudinale au niveau du deuxième tergite fait apparaître les mêmes régions que chez un adulte âgé. Durant cette période, l'endocuticule est absente et ne commence à se développer qu'au bout d'une journée environ. Dans les protubérances, l'épaisseur de la cuticule ne dépasse pas 60 μ alors que l'hypoderme peut atteindre 100 μ .

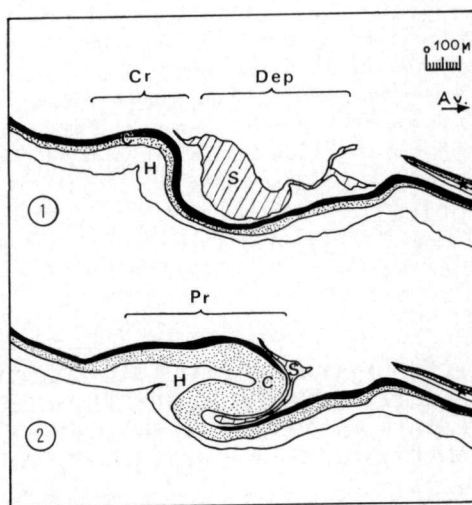


FIG. 1. — Schémas de coupes longitudinales de la glande tergale

- ① au niveau d'une crête
② au niveau d'une protubérance

H : Hypoderme Cr : Crête
C : Cuticule Dep : Dépression
S : Sécrétion Pr : Protubérance
* : Extrémité postérieure du 1^{er} tergite

Les œnocytes présentent un volumineux noyau entouré d'une étroite couronne cytoplasmique bourrée de grains colorables par l'A. P. S. A ce stade la présence de cellules intercalaires de soutien confère à l'hypoderme une disposition régulière, elles délimitent des espaces lâches à l'intérieur desquels des noyaux ovoïdes prennent une orientation apico-basale. Les cellules glan-

dulaires ont un aspect aplati, fusiforme, un noyau de forme oblongue, et un cytoplasme peu chromophile. Les cellules en état d'activité sont rares. La sécrétion est peu abondante, elle existe cependant sous forme de petites gouttelettes situées au débouché des pores cuticulaires qu'elle remplit.

La glande conserve l'aspect précédemment décrit pendant les premiers jours de la vie adulte. Le nombre des cellules recrutées dans l'activité sécrétrice demeure faible tandis que l'endocuticule continue à se déposer.

Vers le sixième jour, l'activité de la glande tergale devient importante. De nombreuses cellules des crêtes ou de la dépression sont riches en sécrétion, d'autres ont l'aspect dilaté et le cytoplasme réticulé qui semblent caractériser les cellules glandulaires de l'adulte âgé. La sécrétion commence à s'accumuler dans la cupule, particulièrement sous les protubérances.

Mais ce n'est que vers le dixième jour que la glande tergale acquiert une différenciation voisine de celle de l'imagé âgé :

- par l'abondance de la sécrétion complexe émise dans la dépression ;
- par le développement de l'endocuticule, étroite à l'avant du tergite, haute dans la concavité et les crêtes, considérablement épaisse dans les protubérances où l'hypoderme tend au contraire à devenir aplasique ;
- par l'évolution même de cet hypoderme dans lequel les cellules ont la disposition et l'aspect décrits chez le mâle âgé.

En conclusion, les structures étudiées rappellent celles de nombreux épithéliums glandulaires d'insectes, en particulier ceux de glandes tégumentaires de blattes dont la glande tergale de *Suppella suppellectilium*. Elles en diffèrent cependant dans le détail par certaines caractéristiques cellulaires propres et par le type d'association que réalisent ces cellules entre elles. Les produits de sécrétion seraient le support de la phéromone sexuelle proprement dite, qui chez *Nauphoë cinerea*, a été identifiée comme étant un lipide neutre, polaire, peu volatil. Chez cette espèce ROTH et DATEO (1966) ont mis en évidence une production de phéromone à partir du troisième jour de la vie adulte, le mâle commençant alors à s'accoupler. Une étude précise du comportement de *Leucophaea maderae* est à envisager afin d'établir la corrélation existant entre l'état de différenciation de la glande tergale et l'éventuelle production de phéromone sexuelle. Une étude ultrastructurale à partir de la mue imaginale sera nécessaire pour dégager les étapes cellulaires de cette différenciation dont l'étude expérimentale devrait permettre la mise en évidence du déterminisme de contrôle, pour une part sans doute d'origine endocrine.

ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DE L'ACTIVATION ET DE LA DIFFÉRENCIATION DES TRACHÉOBLASTES DE *CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA* MEIGEN AU COURS DE LA MÉTAMORPHOSE (DIPTÈRE, BRACHYCÈRE)

J. C. PIHAN

*Université Nancy 1,
Laboratoire de Zoologie,
C. O. 140, 54037 Nancy Cedex*

L'épithélium trachéen larvaire de *Calliphora erythrocephala* est presque totalement remplacé au cours de la métamorphose par des cellules imaginaires provenant d'îlots de trachéoblastes fixes en nombre et en localisation. Cette caractéristique du matériel permet l'étude de l'activation et de

la différenciation de cellules ayant conservé pendant toute la vie larvaire certaines de leurs potentialités embryonnaires. Les filots choisis dans cette première étude ultrastructurale ont été ceux des organes respiratoires transitoires de la nymphe à savoir les « queues de cheval » céphaliques, thoraciques et abdominales. Elles ont pour originalité le fait de baigner dans l'hémolymphe sans jonction avec les organes.

Le trachéoblaste au repos est une cellule à rapport nucléocytoplasmique très élevé avec des organites cytoplasmiques peu nombreux et des jonctions avec les cellules voisines de type « gape junction ». L'ensemble de l'îlot est emballé dans une basale commune aux cellules larvaires.

Avant la formation du puparium de nombreuses mitoses surviennent et les cellules s'organisent déjà autour de cavités qui représentent les futures lumières trachéennes, ceci, toujours à l'abri d'une basale. Le rapport nucléo-cytoplasmique diminue ; les mitochondries, le réticulum endoplasmique granulaire, les dictyosomes à nombreuses vésicules augmentent. Quelques gouttelettes lipidiques apparaissent.

Dans les 24 heures qui suivent la formation du puparium, la basale se déchire et se rétracte par élasticité de part et d'autre des bourgeons trachéens. A ce stade la membrane plasmique, côté hémolymphe, montre une différenciation en membrane ondulante, en filopodes et lobopodes. La lumière trachéenne remplie de liquide se forme à partir d'un espace entre les cellules, espace en communication avec, à la base, l'ancienne lumière trachéenne larvaire. La membrane plasmique qui délimite ces futures lumières trachéennes est sensiblement rectiligne. Les cellules sont solitaires, du côté apical, par la formation d'une zonule d'adhésion. Les organites cytoplasmiques augmentent énormément avec localisation des mitochondries du côté apical. Les cellules situées aux extrémités des bourgeons présentent fréquemment un développement de microtubules disposés dans le sens de croissance du bourgeon.

En fin de première journée de vie intrapupariale et alors que se prépare la réalisation du stade nymphal, les cellules de base des bourgeons s'allongent, ce qui transforme l'îlot préalablement massif à surface plus ou moins boursoufflée en une grappe. A ce stade, le cytoplasme présente une très nette charge en gouttelettes lipidiques et les cellules des bourgeons sont séparées par des lacunes intercellulaires importantes. Dans ces espaces, la membrane plasmique forme de nombreux filopodes. Ces lacunes ne sont pas à l'origine des trachéoles intracellulaires et aucune vacuole n'est visible dans le cytoplasme. Par contre des figures d'invaginations de la membrane plasmique du côté apical permettent de conclure à la formation des trachéoles par ce processus.

Chez la nymphe cryptocéphale ces systèmes sont fonctionnels. Le liquide trachéolaire est résorbé. La cellule a déposé un intima à ténidie spiralée. Le cytoplasme très mince ne présente plus que quelques gouttelettes lipidiques. L'absence de basale est un caractère permettant d'énoncer l'hypothèse d'une diffusion gazeuse facilitée entre l'hémolymphe et l'air trachéolaire. Il est possible de considérer ces formations trachéennes comme de véritables poumons.

Parallèlement à cette évolution, le noyau augmente de volume et mis à part l'importance du nucléole, se caractérise par la présence d'anneaux au niveau des pores nucléaires, anneaux qui s'estompent pour disparaître en fin de morphogenèse. La membrane nucléaire externe est alors fortement soulignée par des ribosomes qui lui sont accolés. Certains trachéoblastes sont pycnotiques et montrent des cytolysomes plus ou moins hétérogènes avec figures myéliniques ou non. Ces cytolysomes sont le plus souvent du côté basal de la cellule. La diversité des figures laisse penser à une dégénérescence de certaines mitochondries et du réticulum endoplasmique. La présence de corps myéliniques n'est pas forcément liée à une autolyse des cellules. Certaines semblent en effet se débarrasser de déchets en les libérant dans les lacunes extracellulaire (PIHAN *et al.*).

Les trachéoblastes ne présentent pas de réserves d'hydrates de carbone (glycogène). L'orientation temporaire du métabolisme des cellules vers un métabolisme de dégradation des lipides est peut-être un phénomène lié à l'anoxie partielle du fait de l'histolyse de l'épithélium trachéen larvaire, histolyse non encore compensée par la morphogenèse nymphale.

RÉFÉRENCE BIBLIOGRAPHIQUE

- PIHAN J. C. *et al.*, 1973. Formation de cytolysomes lors de la différenciation de trachéoblastes du dernier stade larvaire de *Calliphora erythrocephala* MEIGEN. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **277**, 721-724.

**CONTRÔLE ENDOCRINE DE LA DIAPAUSE IMAGINALE
DU CRIQUET ÉGYPTIEN, *ANACRIDIDIUM AEGYPTIUM*
(INSECTE ORTHOPTÈRE)**

A. GIRARDIE et S. GRANIER

*Laboratoire de Zoologie,
Université de Provence,
13331 Marseille Cedex 3*

Depuis les travaux de NORRIS (1965), on sait que le Criquet égyptien, *Anacrididium aegyptium*, présente une diapause imaginale ovarienne facultative contrôlée par la photopériode.

A. — *Cycle biologique du Criquet égyptien*

En Provence, l'éclosion des œufs a lieu au début de l'été, le développement larvaire comprend 5 à 6 stades et la métamorphose intervient en septembre. Les adultes sont actifs, se nourrissent et s'accouplent mais les femelles ne pondent que vers la fin du printemps de l'année suivante. C'est la baisse de la photopériode qui bloque chez la jeune femelle adulte le développement ovocytaire au stade de prévitellogénèse. En janvier, avec la recrudescence de la photophase, au sommeil ovarien diapausant fait suite une période de quiescence ou post-diapause qui peut être prolongée ou écourtée par l'action de la température (GELDIAI, 1966). La vitellogénèse est ralentie ou inhibée par les basses températures et stimulée par les températures élevées.

La vie imaginale de la femelle se subdivise en quatre âges : la diapause avec des ovaires au repos, la post-diapause avec activité ovarienne, la période génésique avec activité ovarienne périodique et la sénescence avec disparition de l'activité ovarienne.

Les mâles adultes ne semblent pas touchés par la diapause hivernale qui frappe les femelles. Ils atteignent leur maturité un mois après la métamorphose, ils produisent des spermatophores, s'accouplent et fécondent les femelles mises à leur contact en hiver.

B. — *Évolution du système endocrine du Criquet égyptien adulte*

I. *Système endocrine pendant la diapause.*

Dans les deux sexes, aussitôt après la métamorphose, la pars intercerebralis et le tractus cardiaque interne renferment peu de neurosécrétion fuchsinophile. Puis progressivement, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, la pars intercerebralis se charge de neurosécrétion. En novembre, c'est au tractus cardiaque interne de se colorer intensément.

Les corps paracardiaques présentent également, dans les deux sexes, la même évolution : peu chargés de neurosécrétion à la métamorphose, ils ont une importante accumulation de matériel fuchsinophile fin décembre.

Les corps allates, de la métamorphose à la fin de la diapause ovarienne, présentent le même aspect dans les deux sexes. Ils sont de petite taille, le volume cellulaire est réduit et il n'y a pas de mitoses (GRANIER, 1970). En microscopie électronique, les cellules des corps allates renferment de nombreux ribosomes libres et quelques citernes à parois lisses ou rugueuses (GIRARDIE et GRANIER, 1973).

2. Système endocrine après la diapause.

Début janvier, à la rupture de la diapause, il y a, dans les deux sexes, diminution progressive de la neurosécrétion protocérébrale médiane. Les corps paracardiaques renferment aussi moins de neurosécrétion. Chez les femelles mûres et sénescents, il y a à nouveau stockage du matériel fuchsinophile dans le système neurosécréteur médian.

Les corps allates augmentent de taille jusqu'à tripler de volume par accroissement du volume cytoplasmique cellulaire suivi de mitoses. La cytologie fine révèle l'augmentation considérable du réticulum lisse dont les citernes s'organisent, comme pendant la diapause, en figures d'enroulement (GIRARDIE et GRANIER, 1973). Chez le mâle, les corps allates sont plus petits que chez la femelle et les mitoses y sont plus rares. Il y aurait donc un léger dimorphisme sexuel au niveau des corps allates.

C. — Étude expérimentale de la diapause ovarienne du Criquet égyptien

Depuis les travaux de JOLY (1945) sur le Dytique et de DE WILDE (1959) sur le Doryphore, on sait que la diapause imaginale est contrôlée par les corps allates sous la dépendance du cerveau. Nos résultats histo-cytologiques en conviennent et pour le confirmer nous avons eu recours à des implantations d'organes endocrines dans des femelles d'*Anacridium* en diapause. D'octobre à novembre, nous avons implanté, à des femelles en diapause, soit des corps allates d'*Anacridium* mâle ou femelle, soit des corps allates ou des pars intercerebralis ou des parties neurohémales de corps paracardiaques de *Locusta* mâle adulte mûr.

L'implantation de corps allates d'*Anacridium* mâle ou femelle n'ont aucune action sur la diapause. L'ovaire des hôtes reste bloqué à son état infantile sans le moindre dépôt de vitellus jaune. Les corps allates de mâle et de femelle, pendant la durée de la diapause ovarienne, sont donc inefficaces.

Les implantations de corps allates prélevés sur *Locusta* débloquent le repos ovarien de l'hôte en diapause et provoquent la ponte 24 à 27 jours après l'implantation. Les corps allates de *Locusta*, qui sont actifs (JOLY, 1960), produisent donc la rupture de la diapause ovarienne du Criquet égyptien : la diapause est donc due à une inactivité des corps allates.

Les implantations de pars intercerebralis de *Locusta* stimulent également le développement ovocytaire de la femelle en diapause pouvant même conduire à la ponte. Les pars intercerebralis de *Locusta* implantées, qui ont une activité allatotrope (GIRARDIE, 1967), agissent sur la diapause certainement par l'intermédiaire des corps allates de l'hôte car leur action est moins efficace que celle des corps allates implantés (GIRARDIE et GRANIER, 1973).

Les implantations de corps paracardiaques induisent le début de la vitellogenèse avec seulement une ébauche de dépôt du vitellus jaune. Les implants de corps paracardiaques chargés de neurosécrétions cérébrales sont moins stimulants que ceux de pars intercerebralis car, après vidange de leur neurosécrétion active et en l'absence de son renouvellement, ils ont certainement perdu leur fonction gonadotrope.

D. — Cas du mâle

Nos résultats histologiques, cytologiques et expérimentaux montrent que de septembre à janvier, le système neurosécréteur médian ne libère plus sa neurosécrétion entraînant la mise au repos des corps allates aussi bien chez la femelle que chez le mâle. L'inactivité de la pars inter-

cerebralis et des corps allates en hiver n'empêche pas le mâle d'atteindre sa maturité sexuelle et de présenter un comportement sexuel normal. La sphère génitale mâle semble donc échapper, chez l'adulte, à tout contrôle endocrine de la part de la pars intercérébralis et des corps allates.

L'expérimentation confirme cette conclusion. En effet l'allatectomie réalisée en avril, quand le système endocrine est actif, ne trouble pas la sexualité du mâle adulte. Il y a persistance du comportement génésique mâle et de l'activité sécrétrice des glandes accessoires et des vésicules séminales.

Conclusion

Chez le Criquet égyptien, la diapause ovarienne dépend de l'activité des corps allates sous le contrôle vraisemblable de la pars intercerebralis qui doit réagir à la photopériode.

Contrairement à ce qui était admis jusqu'à ce jour, la diapause imaginale chez *Anacridium aegyptium* affecte aussi bien le mâle que la femelle comme en témoigne la mise au repos du système endocrine pars intercérébralis-corps allates dans les deux sexes. Si l'activité sexuelle du mâle n'est pas modifiée pendant la diapause, c'est que, contrairement à la femelle, elle est indépendante des corps allates comme chez *Locusta migratoria migratorioides* (CANTACUZÈNE, 1967 ; PENER et WAJC, 1966).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CANTACUZÈNE A. M., 1967. Effets comparés de l'allatectomie sur l'activité des glandes annexes mâles et le comportement sexuel de deux Acridiens : *Schistocerca gregaria* et *Locusta migratoria* (souches migratorioides et « Kazalinsk »). *C. R. Acad. Sci.*, **265**, 224-227.
- GELDIAY S., 1966. Influence of photoperiod on imaginal diapause in *Anacridium aegyptium* L. *Sc. Rep. Fac. Ege Univ.*, **40**, 1-19.
- GIRARDIE A., 1967. *La pars intercerebralis chez Locusta migratoria L. (Orthoptère) et son rôle dans le développement*. Thèse, Strasbourg, Arch. Orig. Centre Document. C. N. R. S., n° 1308, p. 124.
- GIRARDIE A., GRANIER S., 1973. Système endocrine et physiologie de la diapause imaginale chez le Criquet égyptien (*Anacridium aegyptium*). *J. Insect Physiol.* **19**, 2341-2358.
- GIRARDIE J., GRANIER S., 1973. Aspects ultrastructuraux des corps allates du Criquet égyptien femelle adulte (en diapause, actif et parasité). *J. Micr.* (sous presse).
- GRANIER S., 1970. *Recherches sur la castration parasitaire et l'existence d'un éventuel relais endocrinien dans la castration d'Anacridium aegyptium L. (Orthoptera, Catantopidae) infesté par Ceracia mucronifera ROND. (Diptera, Tachinidae)*. Thèse 3^e cycle, Marseille, p. 69.
- JOLY L., 1960. *Fonctions des corpora allata chez Locusta migratoria (L.)*. Thèse, Strasbourg, p. 103.
- JOLY P., 1945. La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les Dytiscidés. *Arch. Zool. exp.*, **84**, 49-164.
- NORRIS M. J., 1965. Reproduction of the grasshopper *Anacridium aegyptium* in the laboratory. *Proc. R. ent. Soc. London*, **40**, 19-29.
- PENER M. P., WAJC E., 1966. The effect of allatectomy on male sexual behaviour in adult *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria migratorioides*. *Proc. int. Symp. Ins. Endocr., Brno*.
- WILDE J. de, 1959. Endocrine influence on behaviour and reproduction in insects. *Acta Physiol. Pharmacol. Neerl.*, **8**, 106-107.

TROISIÈME SÉANCE

ÉTUDE DU PROCESSUS DE RÉGULATION AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE DES CANAUX ET GLANDES ANNEXES DE L'APPAREIL GÉNITAL FEMELLE DU *TENEBRIO MOLITOR* L.

C. HUET

*Laboratoire de Biologie animale A,
Université Paris-Sud,
91405 Orsay*

On sait que la régulation est le pouvoir qu'ont des ensembles cellulaires de parer à des déficiences ou d'intégrer des cellules en excès. L'étude de ce pouvoir a surtout été fait chez les Diptères et les Lépidoptères. Les données que nous possédons sur les Coléoptères sont fragmentaires. C'est pour cette raison que nous avons entrepris ce travail sur l'appareil génital femelle du *Tenebrio molitor* au cours de son développement post-embryonnaire.

1. — *Structure et organogenèse de l'appareil reproducteur femelle du Tenebrio molitor.* *Carte des ébauches présumptives*

a) *L'appareil reproducteur de l'adulte.*

Il se compose de deux gros ovaires acrotrophiques en relation par leurs oviductes mésodermiques avec une vaste chambre de nature ectodermique constituée par l'oviducte commun et l'utérus. Dorsalement on reconnaît la spermathèque à structure acineuse et le réceptacle séminal. Cette chambre s'ouvre sur l'extérieur par un pore génital situé sur le neuvième sternite en avant de l'anus.

b) *L'organogenèse.*

Elle s'effectue chez la prénymphe qui correspond aux sept derniers jours de la vie larvaire, à partir d'une portion d'épiderme s'étendant sur les trois derniers sternites abdominaux. Nous l'avons décomposée en cinq stades.

Stade I. L'épiderme ventral se décolle au niveau postérieur du septième sternite puis des sternites huit et neuf.

Stade II. Une invagination médiane se forme à la limite des sternites sept et huit sous forme d'un tube aveugle qui va entrer en contact avec la partie distale des oviductes mésodermiques qui se

vésiculisent. Ce tube correspond à la partie tout à fait antérieure de l'oviducte commun. Au niveau du huitième sternite l'épiderme axial se soulève et forme une gouttière à concavité ventrale qui donnera naissance aux parties moyenne et postérieure de l'oviducte commun ainsi qu'à l'utérus.

Stade III. La région moyenne de l'oviducte commun se met en place par rapprochement des bords de la gouttière. A la hauteur du neuvième sternite le réceptacle séminal s'individualise.

Stade IV. L'oviducte commun est totalement constitué. En avant du réceptacle séminal se forme un repli transversal qui correspond à la spermathèque.

Stade V. L'utérus se forme à son tour. Le pore génital apparaît. L'appareil reproducteur s'isole des tissus sternaux qui se sont reformés.

c) *La carte des ébauches présomptives.*

A partir de ces données sur l'organogenèse des canaux et glandes annexes de l'appareil génital femelle, nous avons dressé chez la larve une carte des ébauches présomptives. Nous pouvons reconnaître au sein de l'épiderme génital présomptif trois régions correspondant respectivement d'avant en arrière à l'ébauche de l'oviducte commun, à l'ébauche de la spermathèque et à celle du réceptacle séminal. L'épiderme génital qui forme les deux dernières ébauches participe également à la formation de l'utérus.

2. — *La régulation*

Notre exposé ne portera que sur les éléments de nature ectodermique composant l'appareil reproducteur femelle. Nous laisserons donc volontairement de côté les deux ovaires et leurs oviductes mésodermiques.

a) *Pouvoir de régulation et notion de territoire de régulation.*

Afin de savoir si l'épiderme génital présomptif présente un pouvoir de régulation nous avons procédé, chez la larve de dernier âge, à l'excision de l'ébauche présomptive de l'oviducte en nous appuyant sur la carte des ébauches. Après nymphose nous avons constaté que l'appareil reproducteur est complet. L'oviducte est à nouveau présent. L'épiderme génital présomptif manifeste donc un important pouvoir de régulation puisqu'il est capable de parer à l'ablation de l'une de ses ébauches.

Nous nous sommes alors demandé qu'elle serait la réponse après ablation de la totalité de l'épiderme génital présomptif. L'opération a été faite dans les mêmes conditions que dans le cas d'excision partielle. A la métamorphose la jeune nymphe possède des canaux et glandes annexes tout à fait normaux. Ce résultat montre qu'une régulation est encore possible même après suppression de la totalité de l'épiderme génital présomptif. Elle s'effectue à partir des éléments cellulaires qui bordent la région excisée. Le matériel impliqué dans le processus de régulation ne se limite pas au seul épiderme présomptif, il comprend également les tissus adjacents. L'ensemble constitue un territoire de régulation.

b) *La régulation propriété de l'épiderme génital présomptif.*

Puisqu'à l'intérieur du territoire de régulation toute excision au niveau de l'épiderme génital présomptif est suivie d'une restauration du matériel cellulaire qui a été éliminé, on peut se demander si cette restauration est encore possible en dehors du territoire ?

Nous avons d'abord transplanté un épiderme génital présomptif de dernier stade larvaire, privé de l'ébauche de sa spermathèque, dans l'abdomen d'une autre larve de même âge. A la nymphose on observe au niveau de l'implant une spermathèque aisément reconnaissable à sa structure acineuse. Nous avons ensuite greffé en position hétérotopique sur le quatrième sternite abdominal, c'est-à-dire dans un environnement non génital, soit des ébauches présomptives d'oviducte, soit des ébauches présomptives de complexe glandulaire (spermathèque + réceptacle

séminal). Donneur et receveur sont des larves en début de dernier stade. Après métamorphose du porte-greffe nous avons toujours obtenu un appareil reproducteur complet quel que soit la nature du greffon.

Ces résultats montrent clairement que le pouvoir de régulation est une propriété de l'épiderme génital présomptif. Il peut s'exprimer même en dehors du territoire de régulation. Le fait d'obtenir, à partir d'une portion d'épiderme transplantée ou greffée, des structures génitales, présuppose l'existence au niveau de l'épiderme présomptif, de champs morpho-génétiques. Ces champs présentent un caractère labile qui confère à l'épiderme une grande plasticité. Nous avons pu en effet voir se différencier un appareil reproducteur complet à partir d'une seule ébauche.

c) Mise en évidence d'une polarité au sein de l'épiderme génital présomptif.

Nous venons de montrer que l'épiderme génital présomptif présente une grande plasticité due au caractère labile des champs morphogénétiques. Cependant cette labilité ne paraît pas totale. En effet en fin d'organogenèse les différentes structures formant l'appareil reproducteur de la nymphe offrent toujours la même disposition par rapport à l'axe céphalocaudal de l'animal. Nous nous sommes alors posé la question suivante : cette polarité ne constitue-t-elle pas au niveau de l'épiderme génital présomptif un élément de détermination ? Afin de répondre à cette question, l'épiderme génital présomptif a été greffé chez la larve soit en position autotopique, c'est-à-dire dans le territoire de régulation, soit en position hétérotopique après lui avoir fait subir un retournement de 180°. Chez la nymphe on constate, après greffe autotopique, que l'appareil reproducteur présente une polarité normale, c'est-à-dire identique à celle des animaux non opérés. Par contre s'il s'agit de greffes hétérotopiques on s'aperçoit que l'appareil génital montre une polarité inversée. L'oviducte commun est alors dirigé vers la région caudale et non céphalique de l'individu. Seul l'épiderme génital présomptif placé en position hétérotopique conserve l'orientation donnée lors de la greffe. Ce résultat fait immédiatement penser à un rôle possible des parties latérales dans l'acquisition définitive par l'épiderme génital présomptif de son axe céphalo-caudal.

Afin de définir les relations pouvant exister entre l'épiderme génital présomptif et les tissus adjacents nous avons réalisé chez la larve la rotation de 180° *in situ* d'un demi-territoire de régulation. Dans ce cas on observe à la métamorphose la présence chez la nymphe de deux appareils génitaux tête-bêche. L'un offre une polarité normale, il correspond au demi-territoire laissé en place. L'autre présente une polarité inverse, il correspond au demi-territoire qui a subi un retournement de 180°.

Nous pouvons donc conclure que l'épiderme génital présomptif possède un axe de polarité qui constitue un élément de détermination. Mais cette polarité ne peut s'exprimer à l'intérieur du territoire de régulation. Il faut donc admettre l'existence au niveau du territoire d'une région plus déterminée qui impose sa détermination à l'épiderme génital présomptif. Cette région est constituée par les tissus qui lui sont adjacents et qui participent à la formation du territoire de régulation.

L'ensemble des expériences que nous venons de rapporter permet de tirer les conclusions suivantes :

- L'épiderme génital présomptif présente chez la larve un très grand pouvoir de régulation.
- Le matériel qui participe à cette régulation comprend l'épiderme génital présomptif et les tissus adjacents. L'ensemble constitue un territoire de régulation.

Ce pouvoir de régulation est une propriété de l'épiderme génital présomptif. Cet épiderme est constitué de champs morphogénétiques correspondant à chacune des ébauches présomptives. Ces champs ont un caractère labile qui confère à l'épiderme génital présomptif une grande plasticité.

— Cette labilité n'est pas totale. L'épiderme génital présomptif présente un axe de polarité céphalo-caudal propre qui ne peut s'exprimer dans le cadre du territoire de régulation par suite de la présence des tissus adjacents qui, plus déterminés, lui imposent leur propre polarité.

LES EFFETS DES FACTEURS EXTERNES SUR LA REPRODUCTION DE *PSYLLA PYRI* L. (HOMOPTERA, PSYLLIDAE)

NGUYEN THANH-XUAN

*Laboratoire d'Entomologie, U. E. R., C. E. A. R. N.,
Université Paul Sabatier,
118, route de Narbonne,
31077 Toulouse Cedex*

Dans les conditions naturelles, le délai de la maturation sexuelle est très court (6 jours) chez les femelles de *P. pyri* de forme « estivale typique ». Il sera long (de 1 à 3 mois) s'il s'agit de femelles de « forme hivernale typique ».

Examinons au laboratoire l'influence de chaque facteur externe, température, photopériode, alimentation, fécondation et effet de groupe sur la reproduction de cette espèce.

Matériel et méthodes

Les adultes de forme « estivale typique », issus des élevages au laboratoire sont placés par séries de 10 couples dans des enceintes climatisées dont le taux d'humidité relative est maintenu au-dessus de 70 p. 100.

— Si les adultes sont placés à une température constante de 0°, 7°, 10°, 15°, 20°, 25°, 30° ou 35°C, alors la photopériode est fixée à 12 heures par jour.

— Si les adultes sont placés sous un éclairage journalier de 4, 8, 12, 16 ou 20 heures, la température est de 20°C.

— Pour étudier l'effet de l'alimentation, de la fécondation ou l'effet de groupe, les adultes sont alors placés à 20°-16 heures.

D'autres précisions seront données ultérieurement.

Influence de la température

TABLEAU I

T (°C)	a	R ₁	b	E	F ₁
10	3,65	1	116,50	19,47	—
15	9,95	2,726	278,20	20,60	16,10
20	14	3,835	405,80	26,35	29,38
25	19,70	5,397	294	20,25	19,63
30	5,60	1,535	67	10,65	6,24

a : fécondité journalière moyenne ; R₁ : rapport $a_T 10^0$; b : fécondité totale moyenne ; E : erreur type de b ; F₁ : rapport des variances.

- Les températures extrêmes (0° et 35°C) sont défavorables à la reproduction de *P. pyri*.
- placées à 35°, les adultes meurent au bout de 24 heures sans pouvoir pondre,
 - à 0°, les femelles n'arrivent pas à expulser leurs œufs mûrs.
- La ponte du 1^{er} lot d'œufs a lieu laborieusement mais normalement à 7°. Par contre, la vitellogenèse est impossible à cette température.
- Entre 10 et 25°C, la fécondité journalière est en relation directe avec l'augmentation de la température. Par contre, 30° exerce une action inhibitrice sur la ponte de *P. pyri*.

Influence de la photopériode

TABLEAU 2

P	a	R ₂	b	E	F ₂
4 h	10,35	1	361,40	22,90	—
8 h	10,70	1,035	342,80	22,30	0,085
12 h	14	1,352	405,80	26,35	0,382
16 h	18,15	1,753	471,80	26,17	1,660
20 h	12,25	1,183	306	28,63	0,940

P : photopériode ; a : fécondité journalière moyenne ; b : fécondité totale moyenne ; R₂ : rapport a_p/a_h ; E : erreur type de b ; F₂ : rapport des variances.

Bien que la photopériode ait peu d'influence sur la reproduction de *P. pyri*, l'allongement de la durée d'éclairement favorise, dans une certaine mesure, la fécondité de cet insecte.

Influence de l'alimentation

TABLEAU 3

Exp.	L	R ₁	F _t	e	F _j	R ₂
1 <i>te</i>	38	1	688,27	28,16	18,11	1
2	17	0,447	78,70**	4,92	4,63	0,255
3	8	0,210	30,00**	3,65	3,75	0,207
4	35	0,921	735,00*	26,53	21,30	1,176

L : longévité moyenne en jours ; R₁ : rapport L/L_1 ; F_t : fécondité totale (moyenne) d'une femelle ; e : erreur type de F_t ; F_j : fécondité journalière d'une femelle ; R₂ : rapport de F_j/F_t *te* ; *te* : témoin.

* Significative.

** Hautement significative.

La manipulation comporte 4 séries d'expériences :

1. Tiges portant feuilles âgées de plus d'un mois.
2. Tiges portant feuilles âgées (non changées, c'est-à-dire laissées en observation jusqu'au dessèchement total).

3. Tiges dépouillées de toutes les feuilles âgées.
4. Tiges portant des repousses de jeunes feuilles de 2 à 3 jours.

Nous constatons que la sénescence (exp. 2) ou la carence alimentaire (exp. 3) d'une part, abrège la vie de l'insecte, d'autre part, diminue l'intensité de ponte de celle-ci. En outre, une bonne qualité biochimique des feuilles (exp. 4) stimule la reproduction de *P. pyri*.

Influence de la fécondation

1. Chez les femelles vierges, l'ovogenèse se déroule normalement mais les œufs mûrs ne sont apparus dans les ovaires qu'à partir du 10-12^e jour (cette durée est de 3 jours pour les femelles fécondées).

Par la suite, soit la femelle vierge ne pond pas et meurt au bout d'un certain temps avec l'abdomen rempli d'œufs apparemment normaux, soit elle pond par petits paquets de 1 à 2 œufs par jour pendant une vingtaine de jours.

2. Si l'on met, à partir du 12^e jour, une femelle vierge en présence d'un mâle, la fécondation a lieu rapidement et la fécondité journalière de la femelle redevient normale 2-3 jours plus tard.

3. Si l'on permet à la femelle d'être fécondée une fois pendant la période de 15 à 20 jours, après cet accouplement, la femelle présente une fécondité journalière normale. Mais à partir du 20^e jour, sa fécondité redevient faible comme le cas d'une femelle vierge. Donc la présence permanente du mâle est nécessaire pour maintenir la reproduction de la femelle de *P. pyri* au plus haut niveau de sa capacité physiologique.

Influence du groupement

TABLEAU 4

	1 C	2	3	4	5	10	15	20	30	40	50 C
R	0,542	0,551	0,632	0,650	0,795	1	1,019	1,147	0,916	0,450	0,333
F	63,15 **	21,10 **	20,21 **	39,01 **	5,73 *	—	8,06 *	11,15 *	8,86 *	222,73 **	412,57 **

$$R = \frac{\text{Fécondité journalière d'une femelle dans un groupe donné}}{\text{Fécondité journalière d'une femelle dans un groupe de 10 couples}}$$

F : Rapport des variances des fécondités journalières d'une femelle.

* Significative.

** Hautement significative.

La fécondité journalière d'une femelle croît quand la population de *P. pyri* dans une enceinte donnée, varie de 1 à 20 couples.

Cette fécondité journalière sera de nouveau en réduction, une fois que la population passe à 30 couples ou plus. Donc, une « sous population » (1-3 couples) ou une « surpopulation » (à partir de 40 à 50 couples) diminue la capacité de reproduction d'une femelle normale de *P. pyri*.

QUATRIÈME SÉANCE

DIFFÉRENCIATION DE LA SÉCRÉTION DE LA SOIE ET DE L'APPAREIL SÉRICIGÈNE CHEZ LES TRICHOPTÈRES

C. DENIS

*Laboratoire de Biologie animale, 1^{er} cycle,
Faculté des Sciences biologiques,
Université de Rennes I.,
35031 Rennes Cedex*

Les fils de soie des Trichoptères observés à l'aide du microscope électronique à balayage présentent, d'une famille à l'autre, des différences morphologiques notables.

Le fil de soie est toujours constitué de deux brins élémentaires plus ou moins étroitement accolés et dont chacun provient d'une glande séricigène. Chaque brin est fondamentalement formé de deux constituants : la fibroïne centrale qui est responsable de la résistance mécanique du brin et la sérécine périphérique qui assure son adhérence.

D'une manière générale, les larves qui vivent dans un fourreau mobile (toutes les larves éruciformes ainsi que les larves campodéiformes des *Glossomatidae* et *Hydroptilidae*) émettent des fils de soie plats mais dont l'épaisseur et le degré de colmatage varient d'une famille à l'autre. Au contraire, les larves qui vivent dans un abri fixe (les larves campodéiformes des autres familles que celles citées ci-dessus) émettent des fils dont chaque brin a une section arrondie. La largeur des fils plats est de l'ordre de la moitié du diamètre de l'orifice de la filière, tandis que les fils ronds ont un diamètre plusieurs fois plus faible que cet orifice.

La morphologie du fil de soie est relativement constante chez les larves vivant dans un abri fixe. Ces fils adhèrent bien les uns aux autres et ont une bonne résistance à l'étirement. Par contre, parmi les larves à fourreau mobile, les fils de soie diffèrent notablement d'une famille à l'autre. Ainsi, de façon très schématique, il est possible de distinguer quatre groupes :

— Les fils de soie sont assez épais, réguliers, plus ou moins bien adhérents les uns aux autres chez les *Brachycentridae*, les *Lepidostomatidae* et les *Glossomatidae*.

— Ils sont bien colmatés, peu épais chez les *Limnephilidae*.

— Ils sont plus ou moins colmatés mais tantôt épais, tantôt très plats chez chaque espèce de *Phryganeidae*, *Molannidae*, *Sericostomatidae* et *Goeridae* où ils ont été observés.

Dans ces trois premiers groupes de familles, les fils présentent des stries longitudinales plus ou moins nettes qui sont la preuve d'un étirement donc d'une certaine résistance mécanique.

— Les fils des *Leptoceridae*, *Beraeidae* et *Hydroptilidae* ne présentent aucune striation longitudinale, ils sont étalés comme une bave.

Malgré cette variabilité dans la morphologie des fils de soie, chez les larves à fourreau mobile,

il n'apparaît pas de différence notable au niveau de l'appareil fileur. La filière conique, courte se termine par un orifice circulaire, simple. Les seules exceptions concernent les *Sericostomatidae* et les *Goeridae* où l'orifice de la filière est très évasé et se trouve entouré d'une frange de filaments épais et rayonnants.

Par contre chez les larves vivant dans un abri fixe, la forme de la filière varie beaucoup d'une famille à l'autre. Le labium tend à s'allonger en navette. Navette large chez les *Philopotamidae* et les *Hydropsychidae*, effilée chez les *Polycentropidae*. L'allongement du labium est tel, chez les *Psychomyiidae*, que la filière devient un tube assez semblable à celui des Lépidoptères. Une autre caractéristique des larves de ces familles est la tendance qu'ont les palpes labiaux à s'encastrer dans le labium et à venir encadrer plus ou moins étroitement l'orifice de la filière. Cette morphologie est parfaitement réalisée chez les *Polycentropidae* et les *Philopotamidae*. Dans le second cas d'ailleurs, les palpes labiaux sont soudés entre eux devant le labium et le fil de soie, au sortir de la filière, passe par un orifice ménagé à leur niveau.

De tout ce qui précède, il ressort que la diversité des fils de soie n'est pas directement liée à la forme de la filière. Les causes de cette diversité ont alors été recherchées au niveau des constituants de la soie. Ces constituants sont généralement présents tous les deux. Toutefois les *Brachycentridae* dont les fils de soie ne sont pas colmatés et dont les brins élémentaires adhèrent peu entre eux semblent ne posséder qu'un des deux constituants : la fibroïne. Le même phénomène s'observe, et avec plus de netteté, chez les *Hydroptilidae* dont le fil de soie a l'aspect d'une bave. Mais ici tout se passe comme si c'était la séricine qui était seule présente. Ces premiers résultats encore fragmentaires montrent que l'étude histologique et cytologique des glandes séricigènes permettra de mieux interpréter les différences existant entre les fils de soie des diverses familles de Trichoptères.

RÉFÉRENCE BIBLIOGRAPHIQUE

ALLEGRET P., DENIS C., 1963. Étude morphologique de l'appareil séricigène des larves de quelques espèces de Trichoptères et conséquences physiologiques immédiates. *Bull. Soc. Zool. France*, **98** (5-6), 556-568.

LES MODIFICATIONS DE LA PRESSION INTERNE AU COURS DE L'EXPANSION DES AILES CHEZ LES LÉPIDOPTÈRES

R. MOREAU

*Laboratoire de Physiologie générale,
Université de Bordeaux,
33 Talence*

Au cours de la fin du développement (fin de vie larvaire à la mort de l'adulte) l'hémolymphe des lépidoptères ne semble pas subir de grosses variations de pression. Tout au plus, observe-t-on des poussées fugaces de la tension interne (10 à 15 mm Hg), au cours des mouvements violents ou des mues. Seule, la période qui correspond à l'expansion des ailes, permet de mesurer une forte élévation de la pression interne. C'est plus particulièrement cette période du développement que nous avons étudiée avec le plus de soins.

Cette étude fut ébauchée par COTTRELL (1962 *a, b, c, d*) chez les diptères essentiellement. Pour notre part, nous nous sommes intéressé aux modifications de la pression intra-thoracique

et aussi intra-abdominale, liées à l'émergence et à l'expansion des ailes de *Bombyx mori* et *Pieris brassicae*.

Pour effectuer nos mesures nous nous sommes servi d'une chaîne de pression à haute sensibilité munie d'un capteur à distance, permettant l'enregistrement graphique à l'aide d'un duographe.

Chez la larve et la nymphe la pression interne très faible (environ 3,5 mm Hg au-dessus de la pression atmosphérique) peut présenter des augmentations fugaces au cours des mouvements violents ou des mues (10 à 15 mm Hg) ; mais ces variations sont toujours brutales et brèves.

Chez l'imago jeune, l'expansion des ailes est caractérisée par une immobilisation réflexe, dès l'émergence, sur une paroi verticale. Dès cet instant, on constate une montée constante et graduelle de la pression interne. Cependant, c'est dans l'abdomen que le maximum est atteint le plus vite (7 à 9 mn) puis dans le thorax (12 à 16 mn). Après un palier de plusieurs minutes où la tension interne demeure à un niveau très élevé (thorax 45 mm Hg, abdomen 50 mm Hg ; cela représente environ 14 fois la pression initiale de base), la chute de pression s'amorce d'abord dans l'abdomen puis ensuite, dans le thorax. Il y a donc un net déphasage entre la montée puis la chute de la pression pour ces deux régions du corps.

L'ensemble de ces résultats semble désigner clairement l'abdomen comme l'initiateur principal de la montée de la pression interne. De plus, la jonction thoraco-abdominale semble jouer un rôle très actif dans le transfert de la pression entre ces deux régions du corps, en empêchant le reflux trop rapide du sang vers l'abdomen lorsque celui-ci cesse ses efforts.

Les mêmes expériences conduites chez des sujets aptères totaux (dont les chenilles furent privées des 4 disques imaginaires alaires) ne montrent aucun signe important de variation de la pression interne.

Au contraire, les aptères partiels présentent un comportement sensiblement normal. Ils peuvent même réaliser l'expansion plus rapidement que les témoins normaux, grâce à l'appoint supplémentaire de pression sanguine dont peuvent bénéficier l'aile ou les ailes restantes.

On peut donc penser, que toutes les ailes d'un insecte pourraient être les points de départ de stimuli qui conduisent à cette élévation caractéristique de la pression de l'hémolymph et permettraient ainsi une expansion normale.

Des hémorragies pratiquées au cours de l'expansion entraînent une baisse de la pression interne qui ralentit et même peut entraver complètement l'expansion.

Au contraire des injections de liquide physiologique dès l'émergence augmentent la vitesse de l'expansion si les injections n'excèdent pas 500 μ l pour des injections supérieures, le corps de l'insecte se dilate et l'expansion devient impossible.

Si enfin on serre une ligature entre le thorax et l'abdomen, on inhibe complètement le phénomène d'expansion, la musculature abdominale ne pouvant plus jouer son rôle normal. Cependant il est possible de réaliser sur de tels animaux ligaturés une expansion artificielle, en injectant du liquide physiologique dans le thorax et en maintenant pendant quelques secondes une pression élevée (50 à 100 mm Hg). L'érection des ailes ainsi réalisée, bien que spectaculaire, est anormale et incomplète, cependant cette expérience semble désigner clairement l'abdomen comme l'initiateur principal de la montée de la pression.

Chez l'imago accomplie les variations de la pression interne reprennent des caractéristiques très voisines de la vie larvaire ou nymphale (poussées fugaces au cours des mouvements) avec une montée faible de la pression interne, donnant aux enregistrements une allure en dents de scie caractéristique.

Cependant, si la cavité générale de l'adulte qui a réalisé l'expansion de ses ailes, conserve une pression légèrement supérieure à la pression atmosphérique, en revanche les organes locomoteurs et en particulier les ailes, sont le siège d'une très nette dépression (MOREAU, 1970 et MOREAU, 1973). Ainsi une blessure au niveau des ailes n'entraîne d'hémorragie que pendant l'expansion. Quelques heures après sa réalisation, l'animal risque au contraire une embolie gazeuse. Toute

goutte de liquide physiologique colorée, déposée sur une plaie alaire est ainsi rapidement absorbée dans l'appareil circulatoire sous l'action aspiratrice des organes pulsatiles thoraciques. Nous avons pu apporter une preuve cinématographique de ce phénomène.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- COTTRELL C. B., 1962 a. General observations on the imaginal ecdysis of blowflies. *Trans. R. Ent. soc. London*, **114**, 317.
- COTTRELL C. B., 1962 b. The imaginal ecdysis of blowflies. The control of cuticular hardening and darkening. *J. Exp. Biol.*, **39**, 395.
- COTTRELL C. B., 1962 c. The imaginal ecdysis of blowflies. Detection of the bloodborne darkening factor and determination of some of its properties. *J. Exp. Biol.*, **39**, 413.
- COTTRELL C. B., 1962 d. The imaginal ecdysis of blowflies. Observations on the hydrostatic mechanisms involved in digging and expansion. *J. Exp. Biol.*, **39**, 431.
- MOREAU R., 1970. Rôle fonctionnel des organes pulsatiles alaires chez le papillon de *Bombyx mori* pendant la fin de la vie nymphale et la vie imaginale. *C. R. Soc. Biol.*, **164**, (3), 552.
- MOREAU R., 1973. Thèse doctorat Sc., Nat. Bordeaux.

A PROPOS DE LA DIFFÉRENCIATION DES ORGANES ALAIRES CHEZ DIVERS ORTHOPTÉROÏDES

J. C. LEFEUVRE et A. GUEGUEN

Laboratoire de Zoologie et d'Écologie,
Avenue du Général Leclerc,
35031 Rennes Cedex

La morphogenèse permet d'analyser les processus qui ont présidé chez les *Blattaria* à l'établissement d'un polymorphisme alaire sexuel, spécifique ou ordinal. Les modalités par lesquelles on arrive à des ailes imaginaires plus ou moins développées semblent atteindre, chez ces Insectes, le maximum de complexité. De nombreuses modifications d'ordre morphologique sont associées aux différents types de réductions alaires recensés. Toutes ces modifications sont le résultat du maintien de caractères plus ou moins larvaires chez l'adulte.

Par contre, lorsque des formes macroptères apparaissent dans des populations composées habituellement d'individus brachyptères, il est remarquable de constater qu'ils possèdent une morphologie générale analogue à celle de ces derniers, à l'exception de la longueur de leurs organes alaires. C'est le cas chez l'espèce *Byrsotria fumigata*, mais c'est vrai également pour des Orthoptères Ensifères comme *Metrioptera brachyptera* ou pour des représentants de la famille des *Acrididae* comme *Euthystira brachyptera* ou *Chrysochraon dispar*.

Chez toutes ces espèces de *Blattaria* et d'*Orthoptera*, la différenciation de ce macroptérisme « accidentel » doit être précoce puisqu'on peut la déceler dès le milieu de la vie post-embryonnaire en étudiant la croissance des ébauches alaires. Une étude du déterminisme de ce macroptérisme a été testée en élevant en particulier des générations de *Byrsotria fumigata* dans différentes situations

Nota : Cette communication est la synthèse d'un ensemble de travaux publiés ou en cours d'élaboration dans le laboratoire de Zoologie et d'Écologie (voir liste ci-jointe).

de groupement ou de photopériode. Les résultats obtenus ne différant pas d'une manière significative, nous nous orientons actuellement vers l'utilisation de nouvelles variables (hygrométrie en particulier) et des combinaisons de facteurs.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- LEFEUVRE J.-C., 1959. *Contribution à l'étude de la Biologie et de l'organogenèse des trachées alaires de Blabera craniifer* BURM. D. E. S., inédit., Rennes, 1-104.
- LEFEUVRE J.-C., 1959. *L'effet de groupe dans le règne animal*. 2^e question D. E. S., inédit., Rennes, 1-42.
- LEFEUVRE J.-C., 1960 a. A propos de la trachéation alaire de *Blabera craniifer* BURM. (insecte Dictyoptère). *C. R. Ac. Sc.*, **250**, 755-757.
- LEFEUVRE J.-C., 1960 b. A propos de *Blabera craniifer* BURM., 1838 (insecte Dictyoptère). *Bull. Soc. Sc., Bretagne*, **35**, 145-161.
- LEFEUVRE J.-C., 1960 c. Deux stations en Savoie d'*Euthystira brachyptera* (OSCK.) forme *Homoptera* (EVERSM.) (insecte Dictyoptère). *Bull. Soc. Zool., Fr.*, **85**, 174-180.
- LEFEUVRE J.-C., 1961 a. Contribution à l'étude des organes sensoriels larvaires : les sensilla trichoïdea de *Blabera craniifer* BURM. (syn. *Blabera fusca* BR.). *Bull. Soc. Sc. de Bretagne*, **36**, 67-77.
- LEFEUVRE J.-C., 1961 b. Observations expérimentales sur la morphologie de l'aile de divers *Blattidae* (insecte Blattopéroïdes Dictyoptères). *C. R. Ac. Sc.*, **253**, 2023-2026 (en coll. avec R. A. POISSON).
- LEFEUVRE J.-C., 1961 c. La régénération alaire chez les Blattides (insecte Blattopéroïdes Dictyoptères). *C. R. Ac. Sc.*, **253**, 2277-2279 (en coll. avec R. A. POISSON).
- LEFEUVRE J.-C., 1962. A propos de l'innervation alaire de *Loboptera decipiens* GERM. (insecte *Blattidae* *Pseudomopinae*). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **96** (1), 169-175 (en coll. avec R. A. POISSON).
- LEFEUVRE J.-C., 1963 a. Note de faunistique armoricaine. 2^e note. Ins. Orthoptéroïdes. *Bull. Soc. Sc. de Bretagne*, **37**, 305-308.
- LEFEUVRE J.-C., 1964 b. Observations sur la réduction alaire chez les *Blattoidea* (insecte Dictyoptères). *C. R. Ac. Sc.*, **250**, 2528-2531.
- LEFEUVRE J.-C., 1964 c. Le Polymorphisme alaire chez les Blattes (insecte Dictyoptères). *XIIth Intern. Congr. Entomol.*, **136**.
- LEFEUVRE J.-C., 1966 a. Considérations sur les résultats de l'allactectomie chez une Blatte : *Blabera craniifer* BURM. (insecte Dictyoptère). *C. R. Ac. Sc.*, **262**, 563-566.
- LEFEUVRE J.-C., 1966 b. Sur une espèce nouvelle du genre *Gromphadorhina* BRUNNER de WATTENWYL (1865) : *G. chopardi* n. sp. (insecte Dictyoptère *Perisphaerinae*). *Ann. Soc. Ent., Fr.*, nouv. sér., **2**, 1-16.
- LEFEUVRE J. C., 1966 c. On the precocious determination of Cockroaches « wing pads ». *Proc. Intern. Sympos. on Insect Endocrines*, B. R. N. O. *Endocrinologia Experimentalis*, **5**, 23-28 (1971).
- LEFEUVRE J.-C., 1967. Greffes et régénération alaires chez les *Blattoidea*. *Bull. Soc. Zool. de France*, **92** (2).
- LEFEUVRE J.-C., 1968 a. Modalité de la réduction alaire chez les *Blattaria*. *XIII^e Congr. Intern. d'Entomologie, Moscou*, **1**, t. 1, 263-265 (1971).
- LEFEUVRE J.-C., 1968 b. Le déterminisme du Polymorphisme alaire est-il sous contrôle neuro-endocrinien? *XIII^e Congr. Intern. d'Entomologie, Moscou*, **1**, t. 1.
- LEFEUVRE J.-C., 1969. *Recherches sur la morphogénèse et le polymorphisme alaire des Blattaria*. Thèse Doct.-ès-Sc. Nat., Rennes, 444 p.
- LEFEUVRE J.-C., 1970. Influence d'une privation prématurée en hormone juvénile sur la morphologie tégumentaire de *Blabera craniifer* BURM., 1838 (insecte Dictyoptère) ; étude en microscopie électronique à balayage. *C. R. Ac. Sc.*, **271**, 2342-45.
- LEFEUVRE J.-C., 1971 a. Rythmes d'activité d'une blatte macroptère et d'une blatte paédoptère. *Bull. Soc. Zool. de France*, **96** (3), 356 (en coll. avec J. Y. GAUTIER).
- LEFEUVRE J.-C., 1971 b. Données biologiques et écologiques sur *Mecostethus grossus* L. (Orthoptère) (en coll. avec A. GUEGUEN). *Bull. Soc. Zool., de France*, **96** (3), 357-358.
- LEFEUVRE J.-C., 1971 c. Hormone juvénile et polymorphisme alaire chez les *Blattaria* (insecte Dictyoptère). Colloque Intern. Franco-Tschécoslovaque. *Arch. Zool. exp. et gén.*, **112**, 20.
- LEFEUVRE J.-C., 1971 d. La morphogénèse de l'appareil stridulant fémoral de *Chrysochaera dispar* GERM. (insecte Orthoptère *Acridinae*) ; étude au microscope électronique à balayage. *C. R. Ac. Sc.*, **273**, 2281-84 (en coll. avec A. GUEGUEN et R. SELLIER).
- LEFEUVRE J.-C., 1972. Apport de la microscopie électronique à balayage (Scanning) dans la compréhension du polymorphisme alaire. *14th Intern. Congr. Entomol., Cambera*, 22-30 août.

SUR LA DIMENSION TEMPORELLE DE LA MORPHOGENÈSE

F. A. LINTS et G. GRUWEZ

Laboratoire de Génétique,
Faculté des Sciences agronomiques,
Kardinaal Mercierlaan, 92,
B. 3030, Heverlee (Belgique)

L'analyse des caractères quantitatifs permet de déterminer avec une plus ou moins grande précision les parts de la variance phénotypique totale, dues soit au génotype, soit à l'environnement. Une part de la variance d'environnement peut être contrôlée par le protocole expérimental ; une autre fraction, parfois importante, ne peut l'être. Cette dernière est appelée variation intangible et on admet généralement qu'elle est due soit à de faibles modifications de l'environnement, de nature inconnue, soit à des variations incontrôlables du développement.

La durée de développement de *Drosophila melanogaster* fait montre d'une grande part de variation du type dit intangible. Par ailleurs si de nombreux composants de l'environnement sont connus pour leur influence sur ce caractère, aucune démonstration convaincante n'a néanmoins été donnée de la nature polygénique de la durée de développement et ce malgré les nombreuses expériences impliquant tant la sélection que la consanguinité et les croisements dont ce caractère a fait l'objet. Dans toutes ces expériences, la durée de développement présente d'une génération à l'autre d'importantes fluctuations que les auteurs attribuent généralement à des modifications incontrôlées et inconnues de l'environnement.

Une expérience de sélection deux-voies a été réalisée de manière à analyser plus avant le déterminisme de la durée de développement chez *Drosophila melanogaster*. De nombreuses précautions ont été prises : tous les facteurs d'environnement connus pour leur influence sur la durée ont été définis, contrôlés et maintenus aussi constants que possible tout au long des expériences. Ainsi pour la température, le pourcentage d'humidité relative, la photopériodicité, la densité de culture, l'âge auquel les individus étaient reproduits, la durée de ponte, etc. Une forte intensité de sélection pour une longue ou une courte durée de développement a été appliquée à une population de type sauvage de telle sorte qu'aucune sélection pour ce caractère ne soit faite par le biais d'une sélection inconsciente pour la taille. De fait de nombreuses expériences suggèrent l'existence d'un lien d'ordre génétique entre ces deux caractères. C'est pourquoi seuls les individus de taille modale, soit environ 70 p. 100 de la population, furent conservés en vue de la sélection. Enfin à partir de la même population sauvage une expérience de sélection deux-voies pour la taille, et où l'évolution de la durée était mesurée avec précision, a été menée avec les mêmes précautions. Cette sélection a été réalisée parallèlement à la précédente mais avec un décalage de dix jours afin d'être certain que les variations incontrôlées de l'environnement ne puissent influencer de la même manière les durées de développement observées dans les deux expériences.

La figure 1 montre ce que furent les durées de développement des mâles et des femelles dans l'expérience de sélection pour la durée. Il y a d'abord lieu de noter que la sélection pour la durée de développement pratiquée chez les individus appartenant à la classe modale du caractère taille est absolument inefficace ainsi que le démontrent les calculs d'héritabilité réalisés. De plus des comparaisons réalisées entre les lignées d'une même expérience et entre les deux expériences font apparaître d'intéressantes similitudes. Dans les deux expériences les trois lignées ne sont pas différentes ainsi que le démontrent les analyses de variance. Par ailleurs les corrélations calculées entre les

données de chaque expérience — la génération n en sélection pour la durée de développement étant corrélée avec la génération n en sélection pour la taille, $n + 1$ avec $n + 1$ et ainsi de suite — sont hautement significatives tant chez les femelles ($n = 24$; $r = 0,680$; $P < 0,001$; $b = 0,641$; $a = 103,3$) que chez les mâles ($n = 24$; $r = 0,708$; $P < 0,001$; $b = 0,714$; $a = 834,6$). Il devient dès lors évident que les importantes fluctuations de durée qui s'observent d'une génération à l'autre et qui sont de l'ordre de grandeur de 48 heures ne sont pas aléatoires. Ces variations ne sont pas dues à des causes génétiques — il n'y a pas de sélection pour la durée dans l'expérience de sélection pour la taille — ni à des variations contrôlables de l'environnement — celui-ci a été maintenu constant tout au long des expériences — non plus qu'à des variations incontrôlées de l'environnement — les deux expériences étaient décalées de 10 jours.

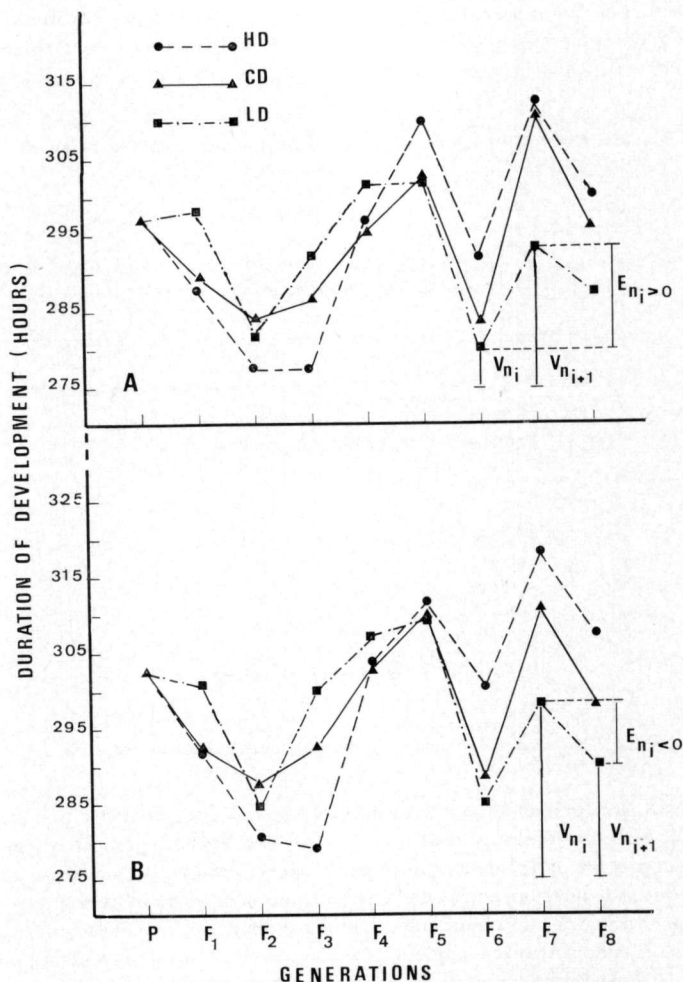


FIG. 1. — Variation de la durée de développement durant 8 générations de sélection deux-voies pour la durée de développement

● — — — — ● lignée haute
 ■ — — — — ■ lignée basse
 ▲ — — — — ▲ lignée contrôle
 A : femelles ; B : mâles

De quoi dépendent ces fluctuations?

La durée de développement semble fluctuer entre deux valeurs extrêmes dans une sorte d'effet de balance. En d'autres termes il semble exister une relation causale entre la durée de développement de la génération n et celle de la génération $n + 1$. Cette relation n'est cependant pas aussi simple que celle à laquelle croient certains auteurs et qui lie des femelles à durée de développement élevée à une descendance à durée de développement faible, et inversement. En effet, les coefficients de corrélation entre les valeurs successives de la durée de développement ne sont pas significatifs (chez les femelles : $r = 0,142$; $n = 42$; n. s. ; chez les mâles : $r = 0,223$; $n = 42$; n. s.). Une limite inférieure de durée de développement a été définie. Elle vaut 275 heures. En effet dans nos expériences, la durée de développement moyenne la plus faible est de 276.4 heures chez les femelles et 278,8 heures chez les mâles. A chaque génération et pour chaque lignée, la différence entre la limite inférieure et la valeur observée a été calculée : soit à la génération N_i , la valeur V_{N_i} . Puis à chaque génération et pour chaque lignée, la différence entre les valeurs successives de V_{N_i} , soit E_{N_i} , a été calculée ; E_{N_i} peut être positif ou négatif (fig. 1). Une régression de la forme

$$E_{N_i} = f(V_{N_i})$$

a ensuite été calculée. Les résultats de ces calculs sont donnés dans le tableau 1.

TABLEAU 1

Relation entre E_{N_i} et V_{N_i} pour les données groupées des expériences de sélection pour la durée de développement et pour la taille

	Sélection pour la durée de développement		Sélection pour la taille	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
n	24	24	18	18
r	— 0,676*	— 0,640*	— 0,703*	— 0,697*
a	17,1	19,2	20,7	22,6
b	— 0,927	— 0,837	— 0,844	— 0,775
s_b	0,2062	0,2051	0,2015	0,1878
t	4,50	4,08	4,19	4,13

* $P < 0.001$.

Les corrélations hautement significatives entre E_{N_i} et V_{N_i} démontrent tout d'abord que les variations de la durée de développement ne sont pas aléatoires ; elles montrent également que la durée de développement parentale exprimée par rapport à une limite inférieure affecte de façon importante la durée de développement de la descendance ; elles précisent enfin que c'est la durée de développement d'une génération donnée, définie par rapport à une limite inférieure, qui détermine pour la génération suivante l'ampleur de la déviation par rapport à cette limite d'une part et le signe de cette déviation par rapport à la génération précédente d'autre part.

Il paraît donc bien que l'on puisse mettre en doute le fait que la durée de développement soit un caractère quantitatif dans le sens classique du terme. Une revue de la littérature du sujet montre que la sélection pour un développement rapide est toujours inefficace. Par ailleurs lorsque la sélection pour un développement lent est efficace, il n'a jamais été démontré que cela n'était pas dû à une sélection inconsciente pour un autre caractère. Enfin dans nos expériences il a été

clairement mis en évidence que la sélection pour la durée de développement seule est inefficace dans les deux directions.

Cependant quand une série de générations successives est mesurée pour la durée de développement, on peut observer d'importantes fluctuations — non-aléatoires, ainsi que nous l'avons montré — d'une génération à l'autre. On peut définir la durée de développement comme étant le temps nécessaire à un ensemble de processus séquentiels et d'interactions coordonnées pour donner naissance à une imago plus ou moins bien équilibrée. Autrement dit, une imago d'une certaine taille et qui émerge après un certain temps peut être considérée comme le résultat global d'un ensemble de réactions anaboliques et cataboliques plus ou moins bien coordonnées. Ainsi que diverses études l'ont montré, la composition et la configuration cellulaires peuvent être une fonction des vitesses relatives de ces processus anaboliques et cataboliques. On sait l'importance de ce que d'aucuns ont appelé les morphogènes dans la dimension spatiale de la morphogenèse. Si les morphogènes jouent un tel rôle dans la dimension spatiale de la morphogenèse, on peut se demander dans quelle mesure ils n'ont pas également un rôle à remplir dans la dimension temporelle de ce même phénomène. Autrement dit, la configuration spatiale des cellules influence-t-elle le moment auquel d'autres constituants de la même ou d'autres cellules sont synthétisés et la vitesse à laquelle ils sont métabolisés? Il ne semble pas impossible qu'une telle configuration spatiale puisse influencer l'ensemble du métabolisme mesuré en première approximation par la durée de développement d'un individu en croissance. L'influence de la durée de développement parentale sur celle de la descendance peut alors s'expliquer comme suit : la configuration et la composition cellulaire d'une génération donnée influencent la composition et la configuration cellulaire de la génération suivante et en conséquence les vitesses relatives des processus anaboliques et cataboliques. De plus les mécanismes homéostatiques de *Drosophila* seraient réglés de telle manière que des fluctuations de l'ensemble des processus métaboliques ne soient possibles qu'entre certaines limites. Dès lors qu'une de ces limites — inférieure ou supérieure — est atteinte une rétroaction se déclenche ce qui se traduit par les effets cycliques que nous avons observés.

INFLUENCE D'UNE BASSE TEMPÉRATURE AU COURS DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET NYMPHAL SUR LA PHYSIOLOGIE DES ADULTES DE *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Y. COHET

*Laboratoire d'Entomologie expérimentale et de Génétique,
Équipe de recherche associée au C. N. R. S.,
43, boulevard du 11-novembre-1918,
69621 Villeurbanne*

Chez la *Drosophile*, espèce considérée comme ne présentant pas de polymorphisme épigénétique, le développement des larves et pupes à basse température se traduit, au niveau des adultes par des modifications physiologiques considérables et en particulier une baisse de potentiel reproducteur. Il est pour le moment difficile de relier ces observations avec ce qui peut se passer dans les populations naturelles soumises aux alternances saisonnières.

L'étude des relations entre l'environnement préimaginal et les caractéristiques des insectes adultes constitue un sujet très vaste et encore peu travaillé, en dehors de quelques espèces privi-

légées, comme par exemple les pucerons et les criquets migrateurs. Parmi les facteurs de l'environnement, la température a été jusqu'à présent assez peu utilisée. De plus, un insecte comme la *Drosophila*, bien que constituant un matériel expérimental remarquable, a été très peu étudié de ce point de vue.

Devant l'ampleur du problème, les expériences ont été limitées à rechercher dans quelle mesure une basse température de développement retentit sur la physiologie des adultes. Des individus de même génotype ont été élevés, depuis l'œuf jusqu'à l'émergence imaginale, soit à 25°C (température habituelle) soit à 13°C (température basse). Les deux types d'adultes ont été étudiés à la même température de 25°C. De nombreuses caractéristiques physiologiques ont été comparées. On considérera ici les caractères qui, comme la longévité, la fécondité, la fertilité déterminent le potentiel reproducteur.

Longévité

La longévité des mâles élevés à 13°C est toujours inférieure, environ deux fois moindre que celle des mâles de 25°C. Pour les femelles, un résultat analogue est obtenu, bien que la réduction de longévité soit relativement un peu moins importante (DAVID et COHET, 1971).

Fécondité

Comme la longévité, la fécondité des femelles semble particulièrement sensible aux conditions de développement. Si celui-ci a eu lieu à 13°C, la production totale d'œufs après, 10, 20 et 30 jours est environ 3 fois moindre que lorsque le développement des femelles a eu lieu à 25°C (COHET, 1973 a). Le résultat s'explique en premier lieu par la diminution du nombre d'ovarioles, consécutive au développement à basse température. Mais la réduction observée est cependant insuffisante pour expliquer la totalité du phénomène. Il faut admettre que le fonctionnement ovarien lui-même est perturbé et le taux de production des follicules est réduit. Chaque ovariole produit en moyenne 0,77 œuf par jour chez les femelles élevées à 13°C et 1,54 œuf chez celles de 25°C.

Fertilité

La fertilité des deux types de femelles est forte puisque le pourcentage d'éclosion des œufs est supérieur à 90 p. 100 lorsqu'elles sont croisées avec des mâles de 25°C. On note cependant une fertilité légèrement inférieure chez les femelles de 13°C (93 p. 100 contre 99 p. 100).

Par contre, les mâles qui ont effectué tout leur développement à 13°C sont stériles bien que sexuellement actifs et copulant normalement. Les femelles placées avec eux présentent une fécondité élevée, supérieure à celle qui caractérise les femelles vierges (COHET, 1973 a).

Cependant aucun œuf n'éclore pendant les cinq premiers jours après le transfert à 25°C. A partir du 6^e jour des œufs commencent à éclore et la dissection des mâles révèle la présence de spermatozoïdes actifs dans la vésicule séminale (COHET, 1973 b). La stérilité est donc réversible et disparaît après retour à une température normale.

Elle persiste indéfiniment si les mâles sont maintenus à basse température. L'examen des testicules montre alors qu'il se produit un blocage de la spermiogenèse de sorte que des faisceaux de spermatides indifférenciées s'accumulent dans la gonade.

Stabilité des modifications obtenues

La plupart des modifications physiologiques obtenues après le développement à 13°C sont définitives et irréversibles chez les adultes. Seule la stérilité mâle fait exception à cette règle puisque la fertilité est restaurée par une température normale. Ce résultat est sans doute dû au fait

que, chez la *Drosophile*, les cellules somatiques de l'adulte sont des cellules différenciées et définitives qui ne se divisent plus. Seules les cellules germinales subissent encore des divisions et peuvent donc présenter une restauration physiologique.

Vitalité des adultes obtenus

Si l'on se réfère à l'ensemble des résultats précédents, on aboutit à la conclusion que dans tous les cas, la vitalité des adultes est fortement diminuée par l'élevage à 13°C, ce qui traduit un effet défavorable d'une température trop basse. En particulier, le potentiel reproducteur des individus de 13°C obtenu en intégrant la fécondité, la fertilité et la longévité des reproducteurs est considérablement plus faible.

D'autres résultats, non-cités ici, vont dans le même sens : en particulier des modifications de l'activité sexuelle ou de l'activité locomotrice (COHET, 1972 ; COHET, 1973 c). Cependant, les individus de 13°C présentent, par rapport à ceux de 25°C, un avantage en ce qui concerne leur résistance à l'inanition : leur durée de survie est en effet supérieure lorsqu'ils sont totalement privés de nourriture.

Conclusion

Il est possible de modifier l'expression phénotypique d'un même génotype en modifiant les conditions thermiques du développement larvaire et nymphal. Les changements portent non seulement sur la morphologie mais aussi sur tous les caractères physiologiques qui ont été étudiés et en général des différences très importantes ont été relevées. Dans un pays tempéré comme la France, il est très probable qu'à certain moment de l'année, des larves et des pupes sont soumises à des températures moyennes inférieures à 13°C. Des influences épigénétiques comparables à celles observées en laboratoire se manifestent probablement dans les populations naturelles. Mais les expériences effectuées en laboratoire sont encore très incomplètes : deux températures pour l'élevage des larves et une seule température pour l'étude des adultes. Il convient donc d'être très prudent en ce qui concerne la signification écologique des résultats et l'éventuelle valeur adaptative des différences relevées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- COHET Y., 1972. Influence de l'environnement préimaginal sur l'activité sexuelle de *D. melanogaster* : effets d'une basse température de développement. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **274**, 3102-3105.
- COHET Y., 1973 a. Fécondité et potentiel reproducteur de *Drosophila melanogaster* élevée à basse température. *C. R. Acad. Sci. Paris* (sous presse).
- COHET Y., 1973 b. Stérilité mâle provoquée par une basse température de développement chez *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **276**, 3343-3345.
- COHET Y., 1973 c. Réduction de l'activité motrice des drosophiles adultes par élevage à basse température. *Rev. Fr. Comp. animal* (sous presse).
- DAVID J., COHET Y., 1971. Réduction de la longévité de drosophiles adultes par élevage à basse température. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **273**, 1028-1031.
-

CINQUIÈME SÉANCE

INFLUENCE DE LA DENSITÉ DE POPULATION LARVAIRE SUR QUELQUES CARACTÈRES BIOMÉTRIQUES DES ADULTES. ÉTUDE CHEZ UN HYMÉNOPTÈRE PARASITE : *PTEROMALUS PUPARUM*

M. BOULETREAU

*Laboratoire d'Entomologie expérimentale et de Génétique,
Équipe associée au C. N. R. S.,
43, boulevard du 11-novembre-1918,
69621 Villeurbanne*

Résumé

Les larves de l'endoparasite *P. puparum* se développent en nombre variable à l'intérieur de leur hôte, *P. brassicae*. Les variations de la densité de population subies au cours de la vie larvaire sont importantes et ont un profond retentissement sur les caractéristiques des *Pteromalus* adultes à l'émergence.

Le poids frais et le poids sec des mâles diminuent dans un rapport de 1 à 5 lorsque la densité de population augmente fortement. Parallèlement à la taille, la teneur en eau et la teneur en lipides varient notablement : la teneur en eau diminue alors que la teneur en lipides augmente lorsque la taille individuelle augmente.

Ces modifications des caractéristiques imaginaires résultent de la privation de nourriture qui survient aux densités élevées durant la vie larvaire. Leurs conséquences sur la physiologie des adultes restent à étudier mais peuvent se situer notamment au niveau du potentiel reproducteur des individus.

Introduction

Chez de nombreuses espèces d'insectes, les variations de la densité de population larvaire sont bien connues pour modifier les caractéristiques des adultes. Une surpopulation larvaire provoque habituellement une réduction de la taille des adultes.

Dans le cas d'un entomophage endoparasite grégaire comme l'est *Pteromalus puparum*, dont l'ensemble du développement se déroule à l'intérieur des chrysalides de *P. brassicae*, la densité de population est un facteur qui fait partie de l'environnement naturel des larves. Le nombre d'individus vivant dans le même hôte dépend du nombre d'œufs déposés par la femelle et donc du niveau relatif des deux populations de l'hôte et du parasite qui coexistent dans le même biotope. L'étude de ce facteur revêt donc un intérêt particulier.

Il a été montré (BOULETREAU et DAVID, 1968 ; BOULETREAU, 1971 a, 1971 b) que les variations de la densité de population modifient profondément les conditions du développement. Les conséquences sur les caractéristiques imaginaires seront envisagées au niveau du poids individuel à l'émergence, de la teneur en eau et de la teneur en lipides éthérosolubles.

Matériel et méthodes

Seules des femelles vierges ont été utilisées pour la ponte. De cette manière la descendance étudiée est composée uniquement de mâles parthénogénétiques.

Les variations de la densité de population ont été obtenues en faisant varier le nombre de femelles mises en présence de chaque hôte. La durée de ponte a été fixée à 24 heures. La densité de population a été exprimée par le nombre d'individus rapporté au poids initial de l'hôte, ce qui permet d'éliminer les faibles variations de ce dernier.

A l'émergence les imagos ont été pesées globalement puis dénombrées.

Le poids sec a été mesuré après déshydratation à 70°C sous vide pendant 24 heures.

La quantité de lipides éthersolubles a été estimée après deux bains de 24 heures dans l'éther.

Dans ces conditions chaque chrysalide parasitée fournit une valeur unique qui correspond aux caractéristiques moyennes de la population de parasites dont elle a permis le développement.

*Résultats**1. Poids individuel.*

La figure 1 montre les variations du poids individuel frais (courbe A) et sec (courbe B) en fonction de la densité de population. Le poids frais comme le poids sec montrent un maximum aux densités voisines de 0,1 qui correspond donc à une densité optimum. Aux densités plus faibles, le poids individuel montre une certaine décroissance dont la signification n'apparaît pas clairement. Aux densités plus élevées, le poids frais passe de 1,2 à 0,25 mg et le poids sec de 0,5 à 0,1 mg, soit une réduction de cinq fois lorsque la densité passe de 0,1 à 1 individu par milligramme, c'est-à-dire lorsque le nombre de parasites par hôte passe de 30 à 350 environ. Cette variation, considérable, est de type approximativement hyperbolique.

2. Teneur en eau et teneur en lipides éthersolubles.

Ces deux caractéristiques sont étudiées en fonction de la taille individuelle mesurée par le poids sec. Toutes deux varient de façon linéaire ($P. < 0,05$) mais en sens inverse : la teneur en eau diminue lorsque la taille croît (fig. 2, courbe A) alors que la teneur en lipides augmente (fig. 2, courbe B). Par voie de conséquence il existe une corrélation négative élevée entre teneur en eau et teneur en lipides ($r = -0,89$).

Mais du fait de leur mode de calcul, ces deux grandeurs sont liées : la teneur en eau est calculée par rapport au poids frais qui fait lui-même intervenir les lipides peu hydratés. Pour pallier cet inconvénient on peut exprimer la teneur en eau en rapportant la quantité d'eau au poids frais délipidé. Ce nouveau coefficient traduit en quelque sorte le degré d'hydratation des tissus non gras. Il montre encore une diminution lorsque le poids sec individuel augmente, mais assez peu marquée : il passe de 72 à 68 p. 100.

On peut aussi comparer directement la quantité d'eau et la quantité de lipides rencontrées au niveau de chaque individu, ces deux mesures étant alors totalement indépendantes l'une de l'autre. La figure 3 montre que la relation entre elles n'est pas linéaire mais que la quantité de lipides croît beaucoup plus vite que la quantité d'eau lorsque la taille des individus augmente.

Origine et signification des variations observées

La forte variation de poids observée est due essentiellement à des facteurs d'ordre nutritionnels (BOULETTEAU, 1971 b). Les larves ont un intestin postérieur non fonctionnel et ne souillent pas l'intérieur de l'hôte pendant leur croissance. Lorsque la densité de population augmente, la quantité de nourriture disponible pour chaque larve diminue et c'est l'épuisement de cette dernière qui provoque une mise au jeûne plus ou moins précoce. *Pteromalus* est capable d'effectuer

son développement complet même dans le cas des privations de nourriture très sévères qui interviennent aux densités élevées. Cette aptitude peut être considérée comme une adaptation au mode de vie grégaire des larves et constitue sans doute un avantage lorsque les hôtes sont peu nombreux.

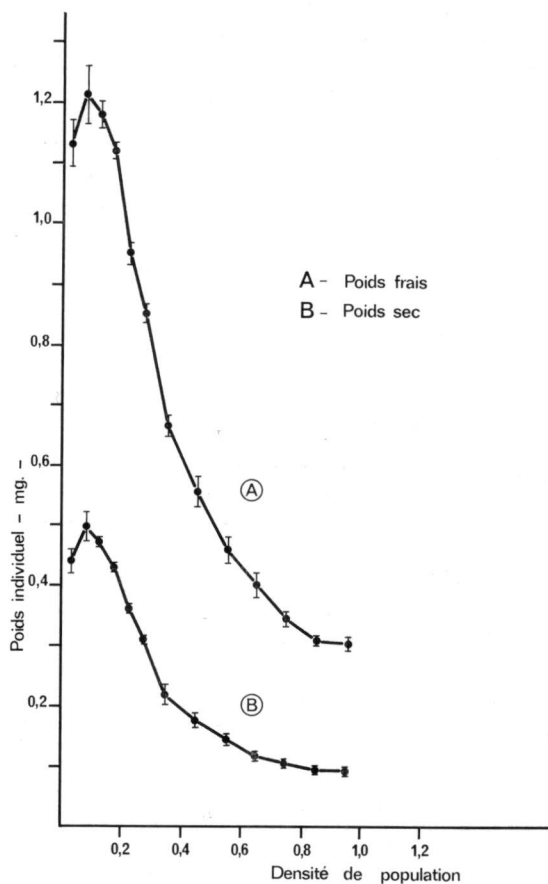


FIG. 1. — Variation du poids individuel frais (courbe A) et sec (courbe B) en fonction de la densité de population

Il convient naturellement de faire des réserves sur la validité du traitement par l'éther qui ne permet pas une extraction absolument complète des lipides. Cependant les valeurs obtenues sont reproductibles et cohérentes ce qui permet de penser qu'elles sont le reflet de la plus ou moins grande abondance des réserves lipidiques chez l'imago.

Teneur en eau et teneur en lipides sont deux caractéristiques étroitement liées. Il semble que la plus faible teneur en eau observée chez les individus de grande taille soit due plus à l'abondance de réserves lipidiques peu hydratées qu'à une plus forte hydratation des tissus non gras.

Quel que soit le mode d'expression des résultats, on est conduit à conclure que la quantité de réserves accumulées durant la vie préimaginale croît plus vite que la taille finale des imagos.

Taille individuelle, teneur en eau et surtout abondance des réserves à l'émergence sont des paramètres importants qui conditionnent au moins en partie la physiologie de l'adulte. Dès lors,

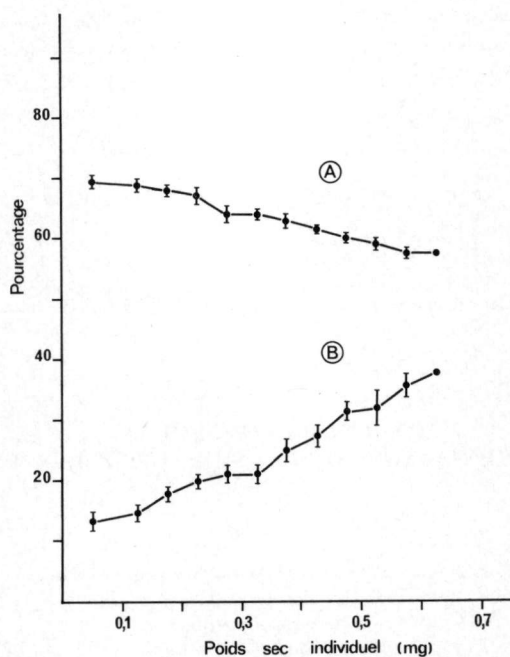


FIG. 2. — Variation de la teneur en eau (courbe A) et de la teneur en lipides éthersolubles (courbe B) en fonction du poids sec individuel

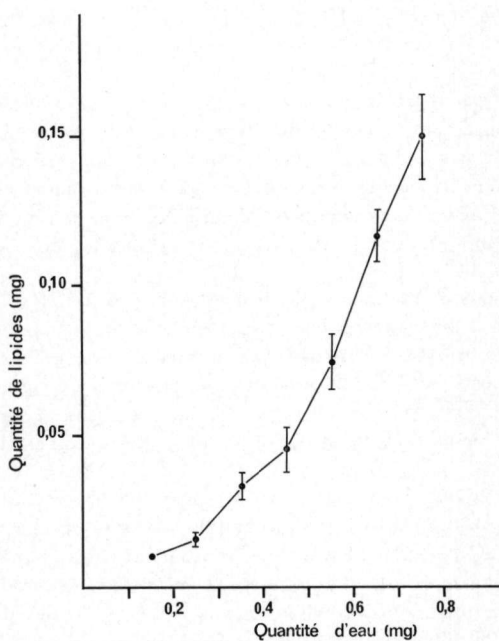


FIG. 3. — Variations corrélatives de la quantité de lipides et de la quantité d'eau au niveau individuel

les variations provoquées à leur niveau par la densité de population larvaire peuvent avoir des répercussions non négligeables sur le potentiel reproducteur des individus et par conséquent sur l'équilibre ultérieur des populations de l'hôte et du parasite.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOULETREAU M., 1971 a. Métabolisme respiratoire de *Pteromalus puparum* L. (Hym. Chalc.) au cours du développement et influence de la densité de population larvaire. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **3**, 195-207.
 BOULETREAU M., 1971 b. Croissance larvaire et utilisation de l'hôte chez *Pteromalus puparum* (Hym. Chalc.) : influence de la densité de population. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **3**, 305-318.
 BOULETREAU M., DAVID J., 1967. Influence de la densité de population larvaire sur la taille des adultes, la durée de développement et la fréquence de la diapause chez *Pteromalus puparum* L. (Hym. Chalc.). *Entomophaga*, **12**, 187-197.

FACTEURS CONTROLANT LA DIFFÉRENCIATION DES CASTES CHEZ LES TERMITES

D. LEBRUN

*Laboratoire d'Endocrinologie des Insectes sociaux,
Institut des Sciences de la Nature,
Université de Nantes,
B. P. 1044, 44037 Nantes*

Les phéromones jouent un rôle prépondérant dans la genèse des castes. Elles sont perçues par voie olfactive ou ingérées. Ces substances exercent leur action grâce à l'extraordinaire plasticité des larves de Termites.

Le devenir normal de toute larve est la transformation en imago ailée. Mais au cours du développement, les larves conservent la faculté de s'écarter de cette voie. Si l'on enlève le premier soldat d'une jeune colonie il se forme toujours un nouveau soldat à partir des larves présentes. Lorsque les sexués fonctionnels disparaissent, des larves subissent une mue particulière et deviennent des sexués de remplacement ou sexués néoténiques. Des mues de type stationnaire ou régressif peuvent encore survenir et donner des individus rajeunis appelés pseudergates ou faux-ouvriers.

Les glandes endocrines, notamment les corps allates, sont impliquées dans la genèse des castes. Le type de mue est déterminé par le taux d'hormone juvénile présent dans le sang. Un taux élevé assure la transformation en soldat (LUSCHER et SPRINGHETTI, 1960 ; LEBRUN, 1964). Une faible teneur, par contre, est nécessaire à la transformation en imago. Une implantation de corps allates dans des nymphes proches de la mue imaginale, amène la genèse d'*intercastes* qui allient de façon étrange, des structures de type soldat et des caractères imaginaires (LEBRUN, 1970).

Les sexués fonctionnels interviennent dans le polymorphisme et l'on pense qu'ils sont la source d'une substance (phéromone royale) qui stimule l'activité des corps allates. En effet, la formation des pseudergates et l'apparition des soldats sont favorisées par la présence des sexués. (SPRINGHETTI, 1972). Les glandes mandibulaires pourraient être la source de cette phéromone. En effet, l'implantation de glandes mandibulaires dans des nymphes présentant les symptômes de la mue imaginale, arrête la différenciation en cours et bloque notamment le développement des yeux, des ailes et des genitalia (LEBRUN, 1972). De plus, l'exuviation est retardée. La phéromone

royale de Termites présente des analogies avec la substance royale (queen substance ou phéromone royale I) produite par les glandes mandibulaires des reines d'Abeilles. Les deux substances inhibent la différenciation sexuelle. Cette action n'est pas spécifique. De plus, ces deux substances semblent présenter une analogie de structure (SANNASI, 1972). L'hypothèse de l'identité des deux substances ne peut donc être exclue.

Les soldats dont la proportion est constante, semblent émettre une phéromone qui leur est propre et dont le rôle est d'empêcher l'apparition d'un nombre excédentaire de représentants de cette caste. Cette phéromone, également hypothétique, paraît donc freiner l'activité des corps allates.

Les phéromones, agents de la régulation du polymorphisme, interviennent également dans de multiples aspects de la vie sociale (marquage des pistes, défense, construction). Elles sont, en définitive, l'élément intégrateur essentiel de la vie en société des Termites.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- LEBRUN D., 1964. Le rôle des *Corpora allata* dans la formation des castes de *Calotermes flavicollis* FABR. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **259**, 4152-4155.
- LEBRUN D., 1970. Intercastes expérimentaux de *Calotermes flavicollis* FABR. *Insectes sociaux*, **17**, 159-175.
- LEBRUN D., 1972. Effets de l'implantation de glandes mandibulaires sur la différenciation imaginale de *Calotermes flavicollis* FABR. *C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D*, **274**, 2077-2079.
- LUSCHER M., SPRINGHETTI A., 1960. Untersuchungen über die Bedeutung der *Corpora allata* für die Differenzierung der Kasten bei *Kalotermes flavicollis* FABR. *J. insect Physiol.*, **5**, 190-212.
- SANNASI A., GEORGE C. J., 1972. Termite queen substance 9-oxodec-trans-2-enoic acid. *Nature*, **237**, 457.
- SPRINGHETTI A., 1972. I feromoni nelle differenziazione delle caste di *Kalotermes flavicollis* FABR. (Isoptera). *Boll. Zool.*, **39**, 83-87.

DONNÉES BIOCHIMIQUES PRÉLIMINAIRES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES DISQUES IMAGINAUX ALAIRES DE *PIERIS BRASSICAE* L. (LÉPIDOPTÈRE)

R. LAFONT et Ph. TARROUX

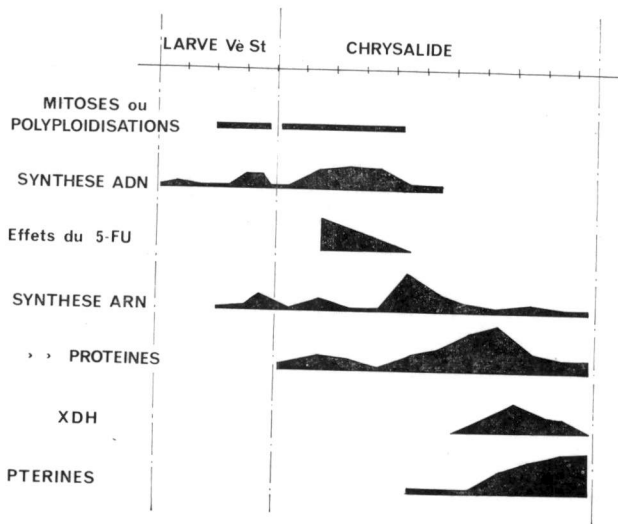
École normale supérieure,
Laboratoire de Zoologie,
46, rue d'Ulm,
75030 Paris Cedex 06

Les ailes des Lépidoptères *Pieridae* sont recouvertes d'écailles riches en granules pigmentaires (« ptéminosomes ») contenant de l'acide urique et un ensemble de ptérides comme pigments majeurs. Elles représentent l'aboutissement d'un processus de morphogenèse complexe dont les principales étapes ont été précisées à l'aide de multiples données biochimiques (acides nucléiques, protéines, pigments), durant le dernier stade larvaire et la vie nymphale. Ces diverses mesures ont été effectuées en tant que critères déterminant l'état de développement de l'organe, préliminaires à une étude des phénomènes de différenciation des ailes en culture *in vitro*.

Dans les conditions de l'élevage, le 5^e stade larvaire dure quatre jours, la nymphose dix à onze jours. Les différentes données ont été résumées dans le tableau ci-joint.

A. — *Acides nucléiques*1. *ADN*.

Il existe deux phases importantes de synthèse d'ADN, la première se déroule peu avant la nymphose et correspond à un accroissement très rapide du nombre de cellules qui composent le disque alaire ; la seconde correspond aux mitoses différencielles qui donnent naissance aux diverses lignées cellulaires de l'aile (cellules trichogènes, tormogènes et épidermiques) puis à la fois aux polypléidies des cellules trichogènes et à la multiplication des cellules épidermiques banales. La taille des écailles est directement en relation avec le degré de pléidie des cellules trichogènes, une réduction de ce dernier conduisant à une absence totale des écailles (injections de 5-FU le 2^e jour de la nymphose) ou à une réduction de leur taille (injections les 3^e et 4^e jours).

FIG. 1. — *Table de développement des ailes*

Parallèlement aux données de la cytologie, les phases de synthèse d'acides nucléiques et de protéines (par incorporation de précurseurs ^3H) et l'apparition des pigments ont été représentées.

2. *ARN*.

Les synthèses d'ARN représentées sur le tableau correspondent à des marquages de longue durée, qui mettent en évidence les synthèses d'ARN ribosomal, catégorie la plus abondante et stable. La phase d'incorporation la plus importante d'Uridine- ^3H se situe vers le 5^e jour du stade nymphal et précède la mise en place des structures de l'aile adulte. Une étude par marquages « courts » avec séparation des ARN sur gradient de saccharose a permis de préciser les phases de formation d'ARN ribosomal par la caractérisation de ses précurseurs, présents uniquement au moment de la synthèse, et les variations dans l'apparition des ARN messagers. Le disque imaginal, durant tout le 5^e stade larvaire, synthétise très peu d'ARN messager ; il connaît ensuite deux phases de synthèse qui s'intercalent entre celles d'ARN ribosomal, au moment de la mue nymphale et vers les 3^e et 4^e jours de la nymphose.

B. — *Protéines-Pigments*

Dans l'aile de la chrysalide se succèdent deux phases de synthèse protéique, la seconde traduisant la morphogénèse des écailles, au cours de laquelle le poids des ailes augmente considérablement. Diverses activités enzymatiques ont été testées dans l'aile, en particulier celles qui se

rapportent aux phénomènes de pigmentation et qui correspondent à des synthèses protéiques tardives. La xanthine-déshydrogénase (XDH) a été figurée ici à cause de son rôle central dans la synthèse des ptérines (isoxanthoptérine et leucoptérine). Ces pigments ptériniques sont essentiellement synthétisés sur place, mais une faible partie des ptérines, ainsi que la totalité de l'acide urique des ailes de l'adulte, proviennent d'une accumulation de composés libérés par le corps gras durant les jours précédant l'émergence de l'imago.

L'aile présente donc une succession d'activités métaboliques bien individualisées dans le temps et semble donc un matériel favorable à l'étude des phénomènes de différenciation cellulaire.

**TITRE ET MÉTABOLISME DE L'ECDYSONE
AU COURS DU DERNIER STADE LARVAIRE
CHEZ L'ORTHOPTÈRE *LOCUSTA MIGRATORIA*.
RÉPERCUSSIONS DE L'ABLATION DES GLANDES PROTHORACIQUES
ET DE LA RADIOLÉSION SÉLECTIVE
DU TISSU HÉMATOPOÏÉTIQUE EN DÉBUT DE STADE**

J. A. HOFFMANN

*Équipe de Recherche associée au C. N. R. S.,
Biologie humorale des Insectes,
Laboratoire de Biologie générale,
Université L. Pasteur, Strasbourg*

Le titre d'hormone de mue (ecdysone et ecdystérone déterminées par le test *Calliphora*) est faible en début de stade larvaire V chez *Locusta migratoria* ; il augmente considérablement pendant la 2^e moitié de l'intermue et atteint un pic au jour 7 (durée du stade V : 10 jours) ; le titre redevient faible au moment de l'exuviation (HOFFMANN *et al.*, 1973). Des déterminations séparées d'ecdysone et d'ecdystérone (20-hydroxy-ecdysone) montrent qu'en début de stade larvaire, les insectes ne renferment que de l'ecdysone, alors qu'au moment du pic hormonal, seule l'ecdystérone est présente.

L'injection de 22,23-²H³-ecdysone montre que *Locusta* transforme cette substance en ecdystérone ; à la fois l'ecdysone et l'ecdystérone sont déshydrogénées en 3-déhydro-ecdysone respectivement en 3-déhydro-ecdystérone. Ces quatre substances biologiquement actives sont inactivées par *Locusta* sous forme de glucurono- et sulfo-conjugués (KOOLMAN *et al.*, 1973). L'intensité et la rapidité de ces différentes voies métaboliques dépendent de l'âge des larves ; ainsi l'hydroxylation de l'ecdysone en ecdystérone est faible en début d'intermue, elle est considérable chez des larves de jour 7.

L'hormone injectée est excrétée dans les matières fécales avec une rapidité et une intensité qui dépendent étroitement de l'âge dans le stade ; une larve présentant un titre hormonal faible excrète très rapidement l'hormone injectée, alors qu'une larve à fort titre retient longtemps cette hormone ; la forme sous laquelle la substance injectée est excrétée dépend elle-aussi du stade physiologique : en début d'intermue, les larves excrètent l'hormone radioactive injectée avant tout sous forme non métabolisée, alors qu'au moment correspondant au titre maximum d'hormone, seuls des conjugués inactifs sont excrétés (HOFFMANN *et al.*, 1973).

L'ablation des glandes prothoraciques empêche la synthèse d'ecdysone. Les larves prothoracoprives restent cependant capables de réaliser les différentes voies métaboliques de l'ecdysone

trouvées chez les insectes normaux. Cependant, l'hormone radioactive injectée à des larves privées de leurs glandes prothoraciques est excrétée avec une rapidité fulgurante, et en majeure partie sous forme non métabolisée (HOFFMANN et KOOLMAN, 1973).

La radiolésion sélective du tissu hématopoïétique, qui empêche le déterminisme endocrinien de la mue (HOFFMANN, 1971), inhibe également la synthèse de l'ecdysone (HOFFMANN et WEINS, 1973). Comme chez les larves prothoracoprives, l'ecdysone radioactive injectée est excrétée dans les matières fécales avec une rapidité et une intensité inattendues.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- HOFFMANN J. A., 1971. Obtention de larves permanentes par irradiation sélective du tissu hématopoïétique de jeunes larves de stade V de *Locusta migratoria*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **273**, 2568-2571.
- HOFFMANN J. A., KOOLMAN J., 1973. Rôle of the prothoracic glands in the regulation of the moulting hormone titre and the metabolic fate of injected labelled ecdysone in *Locusta migratoria*. *J. insect Physiol.* (sous presse).
- HOFFMANN J. A., KOOLMAN J., KARLSON P., JOLY P., 1973. Molting hormone titre and metabolic fate of injected labelled ecdysone in fifth larval instars and in adults of *Locusta migratoria*. *Gen. Compar. Endocrinol.* (sous presse).
- HOFFMANN J. A., WEINS M. J., 1973. Activité protéosynthétique et titre d'ecdysone chez les larves permanentes de *Locusta migratoria* obtenues par irradiation sélective du tissu hématopoïétique. *Experientia* (sous presse).
- KOOLMAN J., HOFFMANN J. A., KARLSON P., 1973. Sulphate esters as inactivation products of ecdysone in *Locusta migratoria*. *Z. Physiol. Chem.* (sous presse).
-

DÉVELOPPEMENT DES GONADES ET DE LEURS GLANDES ANNEXES CHEZ LA NYMPHE ET CHEZ L'IMAGO D'*APHYTIS* (HYM. APHELINIDAE) (1)

Z. SRDIC

*Institut de Protection des Végétaux,
Belgrade (Yougoslavie)*

RÉSUMÉ

L'appareil reproducteur femelle d'*Aphytis* a été étudié d'après dissections fines des organes, fixées et colorées *in toto*, données complétées par des études histologiques.

Chaque ovaire comporte trois ovarioles bien individualisés dont les calices se réunissent en un large et court oviducte latéral. L'oviducte commun, bien plus long que l'oviducte latéral, reçoit le canal de la spermathèque, les deux canaux de la paire de glandes accessoires et, juste avant son entrée dans l'oviscape, le canal de la glande à venin. Celle-ci est du type acide et nous n'avons jamais observé la présence de glande à venin basique, pourtant couramment observée chez les autres Hyménoptères parasites.

Chez une larve juste avant l'expulsion du méconium, les glandes accessoires se présentent sous la forme d'une invagination de l'ectoderme semblable aux disques imaginaires des pattes ou des ailes. Déjà chez une prénymphe il est possible de distinguer les différentes glandes. Chez la nymphe au stade des yeux rouges les différentes glandes se présentent sous leur forme imaginaire à l'exception de la taille.

Le développement des ovaires a été étudié à partir de la larve ayant terminé sa nutrition. Ceux-ci sont de type meroïstique polytrophique.

L'ovaire comprend un germarium et un vitellarium. Le germarium représente l'essentiel de l'ovariole (zones A, B, et C) chez la larve, la prénymphe, la nymphe aux yeux incolores et la nymphe aux yeux jaunes. Il se réduit progressivement chez la nymphe aux yeux rouges et la nymphe aux yeux verts, et le vitellarium constitue finalement la majeure partie de l'ovariole chez l'Imago (fig. 1).

Chez le jeune imago dès l'éclosion, l'ensemble des ovarioles ne montre qu'un seul ovocyte mûr et prêt à être pondu (Synovogéniques monootènes de FLANDERS). Chez des femelles dont la ponte est empêchée (absence d'hôtes) on peut observer jusqu'à 3 œufs mûrs par ovariole (polyootènes). Mais nous n'avons jamais observé ni stockage des œufs dans les voies génitales, ni phénomène d'oosorption.

(1) Ce travail a été effectué au Maroc, et il représente l'extrait d'une thèse Docteur-Ingénieur, soutenue à l'Université Paris VI (1972).

Très peu de travaux ont été consacrés à l'étude anatomique des *Aphelinidae*. Parmi les travaux récents, citons en premier TCHUMAKOVA qui en 1963 a décrit l'appareil génital (mâle et femelle) de *Prospaltella perniciosi*, puis en 1968 ces mêmes organes ainsi que quelques aspects de l'ovogenèse chez plusieurs espèces d'*Aphelinidae*. Ce même auteur (1968) a également réalisé des travaux d'anatomie comparée sur environ 40 espèces d'Hyménoptères dont la plupart des *Chalcidoidea*. Plus récemment, SUDHA V. RAO et P. de BACH (1969) ont décrit la spermathèque de quelques espèces d'*Aphytis*.

L'étude que nous présentons ici porte sur l'appareil génital femelle, le développement des ovaires et des glandes annexes chez la nymphe et chez l'imago de deux espèces d'*Aphytis* : *A. melinus*, introduit au Maroc pour lutter contre *Aonidiella aurantii* et *A. chrysomphali*, espèce autochtone signalée au Maroc par SMIRNOFF (1952-1956).

I. — MATÉRIEL, ET TECHNIQUES

Les 2 espèces d'*Aphytis* étudiées ont été élevées sur des Diaspines : *Aspidiotus hederae* et *Diaspis echinocacti*. Comme supports végétaux nous avons utilisé des pommes de terre et des cladodes d'*Opuntia*.

En vue des études anatomiques et histologiques, la fixation des larves, nymphes et imagos dans leur totalité a été réalisée au Bouin alcoolique ou au Carnoy. Pour les études histologiques, topographiques, nous avons utilisé soit la technique de Patay (Hemalun, Ponceau de Xylidine Vert lumière), soit l'Hemotoxyline ferrique ou encore la coloration à l'Azan de Heidenhain.

Pour les préparations d'organes *in toto*, les pièces après dissection sont fixées, soit au Bouin alcoolique (pendant 3 jours), soit au Carnoy (pendant 6 heures). Elles sont ensuite colorées selon la technique nucléaire de Feulgen.

II. — APPAREIL GÉNITAL, FEMELLE ET SES GLANDES ANNEXES CHEZ L'IMAGO

L'appareil reproducteur femelle comprend (Pl. I) : deux ovaires constitués chacun de trois ovarioles bien individualisés abouchés aux calices ovariens qui se réunissent en un large et court oviducte latéral. L'oviducte commun, bien plus long que l'oviducte latéral, reçoit le canal de la spermathèque, les deux canaux des glandes accessoires et, juste avant son entrée dans l'oviscape, le canal de la glande à venin.

A. — Ovaires

Les deux ovaires sont situés de part et d'autre de l'intestin moyen, entourant celui-ci. Ils ne dépassent pas vers l'avant la région du pétiole (étranglement abdominal).

Les ovaires sont, comme chez tous les Hyménoptères, du type méroïstique polytrophique. Chaque ovaire est composé, de manière très constante, de trois ovarioles. Un nombre aussi réduit d'ovarioles semble être la règle générale chez les *Chalcidoidea*, en particulier chez les *Aphelinidae*, toutefois *Trichogramma evanescens* ne possède que deux ovarioles. (TCHUMAKOVA 1968).

Chez l'imago, on peut distinguer dans chaque ovariole (Pl. I) :

- le germarium (zone C) qui ne représente qu'un dixième environ de l'ovariole. Dans cette zone, il n'est pas possible de distinguer trophocytes, cellules folliculeuses et ovocytes. Les cellules de cette zone sont en effet très petites, leurs noyaux sont fortement SCHIFF positifs ;

- le vitellarium que nous avons subdivisé en deux zones :

- la zone B qui correspond à la portion de l'ovariole depuis le premier follicule visible jusqu'à la région des ovocytes mûrs et le long de laquelle il est possible de suivre la différenciation et la mise en place des cellules folliculeuses et des trophocytes ainsi que la croissance des ovocytes. Celle-ci est très rapide et sur coupes histologiques on peut observer des échanges nutritiels entre ovocytes et trophocytes ;

- la zone A plus postérieure est occupée par les ovocytes mûrs, ayant atteint leur taille maximum et prêts à être pondus.

L'oviducte latéral qui porte les trois calices ovariens, est très court mais dilaté, ce qui laisse supposer qu'il peut stocker des ovocytes mûrs, comme c'est le cas chez *Apanteles* (FLANDERS 1972). Toutefois chez *Aphytis* ceci n'a jamais été observé.

L'oviducte commun, beaucoup plus long que l'oviducte latéral, semble comprendre deux parties : une portion antérieure qui reçoit le canal de la spermathèque ainsi que les deux canaux des glandes accessoires, et une portion postérieure ou vagin qui, juste avant l'oviscapte, reçoit le canal de la glande à venin.

B. — Spermathèque

Cet organe qui joue un rôle important dans le déterminisme du sexe chez les Hyménoptères, a fait l'objet de plusieurs travaux. Un des plus complets a été effectué par TCHUMAKOVA (1968).

La spermathèque (*receptaculum seminalis*) d'un imago d'*Aphytis* comprend :

- une capsule séminale à cuticule fortement sclérotinisée (*capsula seminalis*) qui est visible chez l'imago à travers les téguments au niveau de l'oviscapte sur le côté droit, toujours à proximité du deuxième ganglion abdominal. Chez l'imago disséqué et non coloré, la capsule de la spermathèque est de couleur blanche, opaque ;

- la *pars intermedialis* (ou pétiole) courte et élargie qui reçoit la valve de la glande spermathéciale et le canal séminal ;

- la glande de la spermathèque (*glandulae receptaculi*) qui présente à sa périphérie de grosses cellules colorables à l'Hémalun, assez semblables à celles des glandes accessoires. La sécrétion de la glande se déverse dans la *pars intermedialis* après avoir franchi une valvule (valve de la spermathèque, comme c'est le cas chez d'autres *Chalcidoidea* ainsi que chez des *Ichneumonidae* et *Braconidae*. Chez les *Apoidea*, les sécrétions de la glande se déversent dans la capsule séminale (KING 1962). Chez les *Braconidae* et *Chalcidoidea* la glande de la spermathèque est de petite taille. Celle des Hyménoptères Aculéates occupe un volume plus important ;

- le canal séminal (*ductus receptaculi*) qui montre une courbure en S observée déjà en 1913 par ADAM chez les *Apidae*. Il est très long. Aux niveaux de la *pars intermedialis* et de la fin de la courbure en S s'insèrent des muscles qui, par leur contraction, peuvent déplier le canal et le rendre rectiligne. Le canal séminal s'insère sur l'oviducte

commun sans déterminer d'élargissement à ce niveau, contrairement à ce qu'on observe chez un certain nombre d'Hyménoptères (diverticule tubuliforme ou *diverticulum ductus*).

Après l'accouplement, les spermatozoïdes se trouvent dans l'oviducte commun de la femelle. Ils migrent ensuite vers la capsule de la spermathèque où ils deviennent inactifs tout en conservant un état viable très longtemps.

Pendant leur séjour dans la capsule spermathéciale, les spermatozoïdes sont orientés, la tête vers l'ouverture de la capsule et le flagelle, très long, vers la périphérie de la capsule. Ils sont décelables après coloration au Noir chlorazol (technique de CARAYON 1969).

C. — Les glandes accessoires

Aphytis possède deux glandes accessoires (glandes collatérales). AUBERT (1959) les désigne sous le nom de « glandes utérines » chez *Pimpla instigator* qui en possède également deux.

BROUSSAL (1966) chez *Charips ancylocera* (Hym. *Charipidae*) et chez *Asaphes vulgaris* (Hym. *Pteromalidae*) les appelle « poches copulatrices ».

Certains *Chalcidoidea*, *Monodoritomerus dentipes* (BUCHER 1948), *Harmolita (Isosoma) graminicola* (JAMES 1926) ont deux paires de glandes accessoires. Un autre *Euchalcidia caryobori* (HANNA 1939) en possède trois paires.

Les *Aphelinidae* ne semblent pas avoir plus d'une seule paire de glandes accessoires, ce qui est en accord avec les travaux de TCHUMAKOVA (1968).

Chez *Aphytis* (Pl. I, gl. ax) chaque glande accessoire est reliée à l'oviducte commun par l'intermédiaire d'un très court canal qui débouche en arrière de l'insertion du canal séminal. Chaque glande est constituée de très grosses cellules ménageant une importante lumière remplie d'un liquide translucide.

Les glandes collatérales semblent avoir pour rôle de sécréter un mucus (glandes à mucus des représentants des autres ordres d'Insectes) permettant à la femelle de coller ses œufs sur l'hôte. L'œuf d'*Aphytis* est en effet enduit d'une substance collante et luisante.

Nous pensons également que cette glande doit fournir la substance qui intervient dans la fabrication du tube alimentaire lors de la piqure nutritive, car seule la sécrétion des glandes accessoires est capable de se solidifier au contact de l'air.

D. — Glande à venin

La plupart des auteurs mentionnent l'existence de deux types de glandes à venin chez les Hyménoptères ; une glande acide fonctionnelle et une glande alcaline non fonctionnelle.

Les nombreuses dissections et coupes histologiques que nous avons pratiquées sur *Aphytis* ne montrent l'existence que d'une seule glande à venin. Celle-ci, très volumineuse, correspond à la glande acide.

La glande à venin comprend (Pl. I, gl. ac).

- un réservoir (r) très volumineux contenant un liquide translucide prenant très faiblement les colorants utilisés ;

- une glande relativement volumineuse (Gl. ac) qui s'étend depuis la paroi du corps jusqu'au rectum ;
- le canal de la glande qui déverse les produits de sécrétion dans l'oviducte commun juste à la base de l'oviscape.

La glande, ainsi que le réservoir, sont entourés d'une fine membrane.

Le rôle de cette glande chez les Hyménoptères parasites est en général d'immobiliser l'hôte. Elle semble, d'après FLANDERS (1942) devoir favoriser la pénétration de la tarière en ramollissant les téguments de l'hôte. Ceci concorde bien avec nos observations. En effet, lorsque la femelle d'*Aphytis* effectue une piqûre nutritive ou une piqûre de ponte, elle effectue des mouvements en tous sens qui facilitent l'émission de la sécrétion de la glande à venin.

Le réservoir de la glande à venin est en effet situé entre les premières valvifères (plaques triangulaires) et les valves 1 et 2. Pendant la piqûre ces balancements du corps en tous sens font jouer les premières valvifères qui appuient sur le réservoir à l'emplacement de l'insertion du canal de la glande. Ainsi comprimé le réservoir déverse le venin dans l'oviducte commun.

Une fois la piqûre faite, la femelle continue les mêmes mouvements. Ils ont pour effet, d'une part d'augmenter le diamètre de l'orifice de piqûre et, d'autre part d'inoculer une certaine quantité de venin à la cochenille.

La dissection d'une femelle après piqûre montre une diminution du volume du réservoir de la glande.

III. — DÉVELOPPEMENT DES OVAIRES ET DES GLANDES ANNEXES CHEZ LA NYMPHE ET CHEZ L'IMAGO

A. — Les ovaires

1. Les ovaires chez la larve et la nymphe.

Chez la larve qui a achevé sa nutrition et juste avant l'expulsion du méconium alors que s'établit la liaison entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur, il est possible d'observer, de chaque côté de l'intestin postérieur un petit îlot de cellules qui se révèlent fortement colorables par le réactif de Schiff dans un montage *in toto*. Ces deux amas de cellules (Pl. II, L) flottent librement dans la cavité générale, maintenus par des trachées et entourés par une accumulation de globules du corps adipeux, ils représentent les futurs ovaires. La dimension de ces îlots cellulaires varie considérablement selon la nourriture de la larve (taille de l'hôte, nombre de larves par hôte etc.). En moyenne elle est d'environ 100 microns.

Chez la larve plus âgée, au moment de l'expulsion du méconium (Pl. II, PN), chacun de ces amas cellulaires se divise longitudinalement en donnant deux ovarioles puis 3 ovarioles. Les ovarioles s'individualisent nettement chez la prénympe.

À l'intérieur de chaque ovariole déjà bien individualisé se trouvent des cellules à gros noyaux, généralement regroupées en amas. Il est impossible de distinguer parmi ces cellules les gonocytes primordiaux des trophocytes et des cellules folliculeuses.

La nymphe encore avec des yeux incolores ne montre pas de différence anatomique avec la prénympe si ce n'est dans les dimensions de la gonade devenue légèrement plus grande (Pl. II, NYi). Chez la nymphe aux yeux jaunes, on commence à distinguer tout d'abord les cellules folliculeuses (Pl. II, NYJ). Celles-ci vont se multiplier rapidement pour donner des petites cellules très semblables à des cellules mésodermiques. Par ailleurs, les trophocytes commencent à augmenter légèrement de taille.

Ce n'est que chez la nymphe que l'on peut distinguer, dans la région basale de l'ovariole, les premiers follicules nettement individualisés, avec leur jeune ovocyte et ses cellules nourricières (pl. II, NYR). Ces dernières ont considérablement augmenté de volume, les noyaux devenus très grands, sont colorables à l'Hémalun tandis que le cytoplasme se colore très intensément en rouge par le Ponceau de Xylidine.

L'enveloppe de cellules mésodermiques qui entourait l'ovaire et les ovarioles, encore épaisse chez une nymphe aux yeux jaunes se réduit progressivement pour n'être plus représentée chez la nymphe aux yeux noirs que par une gaine apparemment anhiste ne montrant que quelques rares noyaux. C'est à ce stade de la nymphe aux yeux noirs et surtout de la nymphe aux yeux verts (Pl. II, NYN, NYV) que les ovaires atteignent leur taille définitive. Ils présentent alors le même aspect anatomique que chez l'imago, le germarium est réduit à une petite zone apicale, tandis que le corps de chaque ovariole renferme généralement quatre follicules.

2. Ovaire de l'Imago.

Le jeune imago est prêt dès l'éclosion à s'accoupler et à pondre. Tous les stades de la vitellogenèse peuvent cependant encore s'observer dans ses ovaires, car pour l'ensemble des 6 ovarioles, un seul ovocyte est mûr et chorionné. Par ailleurs les 6 ovocytes les plus avancés se colorent de façon particulière avec le réactif de Schiff, ce qui les distingue nettement des autres. Le germarium est très réduit par rapport au vitellarium. Les cellules nourricières dans la zone A, sont devenues pycnotiques. Les cellules folliculeuses, après avoir produit le chorion, se réduisent considérablement (Pl. I).

L'ovocyte mûr et prêt à être pondu se décolle de ce reliquat folliculaire et se rétrécit légèrement en son milieu. Il est impossible d'observer le noyau de l'ovocyte mûr.

On remarque dans la zone B, des échanges nutritiels entre les trophocytes et l'ovocyte. Ceux-ci semblent toutefois être réalisés suivant un mode particulier, un seul trophocyte montrant un pont nourricier avec l'ovocyte ; il est possible que les autres trophocytes se relaient successivement dans ce rôle (Pl. I).

La vitellogenèse étant un processus continu chez *Aphytis*, ce genre peut être classé dans le groupe des Hyménoptères appelés « Synovogéniques » par FLANDERS (1950). A la différence du jeune imago à l'éclosion dont les ovaires n'hébergent qu'un seul œuf mûr, chez une femelle en pleine ponte, chaque ovariole renferme un ovocyte mûr, ce qui est caractéristique des Hyménoptères que FLANDERS nomme « Synovogéniques monootènes ».

Une femelle dont on empêche la ponte montre une réduction de la zone B au profit de la zone A (zone des ovocytes mûrs), jusqu'à l'obtention de 3 ovocytes mûrs par ovariole ; au total ses ovaires renferment alors 18 ovocytes mûrs. C'est ce que l'on

désigne comme ovaires « polyootènes ». Or une telle rétention des ovocytes mûrs se produit dans la nature en cas d'absence de Cochenilles ou de l'hôte préféré.

Le retard dû à la recherche de l'hôte fait passer les ovaires du type monootène au type polyootène en un laps de temps relativement court. Ces ovaires repassent de l'état polyootène à l'état monootène exclusivement par la ponte. Nous n'avons jamais observé d'accumulation des œufs dans les voies génitales femelles (FLANDERS 1950). Malgré une rétention d'œufs considérablement prolongée par empêchement de la ponte chez des femelles pondeuses, nous n'avons non plus jamais observé d'oosorption ce qui est pourtant un processus très fréquent chez les espèces synovogéniques.

D'après FLANDERS l'oosorption apparaît seulement quand l'oviposition est inhibée. ONILLON (1969) indique que la femelle de *Tetrastichus utis* ayant à sa disposition un petit nombre d'hôtes refuse de pondre dans le même hôte et résorbe ses ovocytes.

Toutefois l'oosorption ne se produit pas chez certains *Encyrtidae* ce qui, d'après FLANDERS (1950), s'expliquerait par l'existence normale d'un synchronisme entre l'ovogenèse et l'oviposition, comme cela se rencontre chez beaucoup d'Hyménoptères parasites.

B. — Les glandes annexes

1. Les glandes accessoires et la spermathèque.

Les glandes accessoires (collétériques), la spermathèque et la glande à venin sont d'origine ectodermique.

Elles se présentent, chez une larve juste avant l'expulsion du méconium, sous la forme d'une invagination de l'ectoderme semblable aux disques imaginaires des pattes ou des ailes.

Le disque imaginal de l'oviscapte et des glandes annexes est de forme très irrégulière, il est constitué de très petites cellules fortement Schiff positives.

Déjà sur une prénympe, après dissection et montage *in toto* il est possible de distinguer les différentes glandes. Elles se présentent sous la forme de bourgeons se divisant en deux amas cellulaires (Pl. III, PN) disposés en cercle, et qui donneront par la suite des glandes accessoires (Pl. III, PN, q as). Deux autres bourgeons sont déjà fusionnés à ce stade avec l'oviducte latéral réalisant ainsi un contact avec la partie mésodermique de l'appareil génital. Le 3^e bourgeon cellulaire évoluera en donnant la glande et la capsule de la spermathèque.

Chez la nymphe aux yeux incolores et la nymphe aux yeux jaunes, les structures deviennent de plus en plus nettes. La glande spermathéciale est bien individualisée ; elle comprend un nombre de plus en plus important de cellules qui constituent une masse ovoïde. Le pédicelle de la glande spermathéciale commence à devenir visible chez la nymphe aux yeux jaunes.

Les cellules de la glande accessoire se présentent disposées en cercle autour d'une lumière remplie de sécrétion. Ces cellules qui auparavant étaient très intensément colorables par le réactif de Schiff, ne le sont déjà plus chez la nymphe aux yeux jaunes et l'observation des glandes accessoires nécessite désormais l'utilisation d'un autre colorant (Noir chlorazol).

Le canal séminal commence à s'édifier chez la nymphe aux yeux incolores. Il se courbe en S chez la nymphe aux yeux jaunes et cette courbure spécifique en S devient très nette chez la nymphe aux yeux rouges. A ce stade, la glande de la spermathèque se présente presque sous sa forme imaginaire. Elle est coincée entre la capsule séminale et le canal séminal. Ce dernier est devenu difficilement visible.

Les cellules de la capsule spermathéciale apparaissent rangées en cercle autour d'une lumière ; au fur et à mesure que celle-ci se comble de sécrétion et s'accroît, les cellules migrent vers la base de la capsule, ne laissant qu'une mince enveloppe périphérique sans noyaux apparents.

Il est intéressant de souligner, que chez la prénymphe, on voit se former, à la base de l'oviducte latéral, un bouchon cellulaire dont les éléments se disposent en cercle (pl. III, ol, PN), de manière presque identique à ce qu'on observe pour les glandes accessoires de la nymphe aux yeux incolores.

Dans la lumière ménagée par ces cellules semble s'accumuler une sécrétion, vraisemblablement de même signification que celle des glandes accessoires.

Ce bouchon est présent chez la nymphe aux yeux incolores, la nymphe aux yeux jaunes, la nymphe aux yeux rouges et la nymphe aux yeux noirs.

Chez la nymphe aux yeux verts, ce bouchon déverse par un canal son contenu dans la glande accessoire (Pl. III, NYV).

Chez le jeune imago, l'oviducte latéral ne présente plus ces cellules disposées en cercle ni les sécrétions qui étaient visibles pendant tout le stade nymphal.

Les glandes accessoires et la spermathèque du jeune imago sont insérées sur l'oviducte commun, et sont très difficiles à mettre en évidence. En coupe (Pl. I), après coloration à l'hématoxyline ou au trichrome de Patay, la glande de la spermathèque, se montre constituée de grosses cellules ménageant une lumière centrale remplie d'une sécrétion qui prend très faiblement les colorants utilisés.

2. Glande à venin.

Aphytis ne présente qu'une seule glande à venin. Cette glande fonctionnelle correspond à la glande acide.

On peut déjà observer le début de la formation de la glande à venin chez la prénymphe, dans l'invagination ectodermique qui donnera naissance à l'oviscapte, la glande accessoire et la spermathèque.

Chez la nymphe aux yeux incolores (Pl. V. NYI) la glande acide mesure environ 79 microns. Elle est formée d'un amas de cellules, qui augmentent rapidement de taille. Ces cellules, chez une nymphe aux yeux jaunes ont subi une croissance importante, leur noyau est plus volumineux et elles sont espacées les unes des autres. La glande mesure à ce stade 150 microns environ.

Chez la nymphe aux yeux rouges, on remarque que les cellules de la glande sont de taille inférieure à celles du stade précédent mais elles sont bien plus nombreuses. On peut observer à ce stade le début de la formation du réservoir qui prend une forme ovale et ne dépasse pas alors 30 microns (Pl. V. NYR).

On note chez la nymphe aux yeux verts (Pl. V. NYU) une nette augmentation de taille de la glande. Celle-ci présente alors son volume maximal et mesure de 0,2 à 0,3 mm. Les cellules sont devenues à nouveau très grandes avec de gros noyaux. Les dimensions du réservoir, ont nettement augmenté. Le canal de la glande est visible à ce stade.

Chez le jeune imago, la glande acide prend sa taille et sa forme définitives. Elle est très grande chez *Aphytis*. Le réservoir mesure environ 70 à 100 microns. Il occupe avec la glande un volume relativement important de la cavité abdominale.

Reçu pour publication en décembre 1973.

SUMMARY

DEVELOPMENT OF GONADS AND THEIR ACCESSORY GLANDS IN *APHYTIS* PUPA AND IMAGO (*HYM. APHELINIDAE*)

The female reproductive system of *Aphytis* has been studied by means of fine dissections of the organs, fixed and colored *in toto*, data completed by histological studies.

Every ovary consists of three very individualized ovarioles, the calyces of which are gathered in a broad and short lateral oviduct. The common oviduct, much longer than the lateral oviduct, receives the spermatheca canal, the two canals of the paired accessory glands, and just before entering the ovipositor, the canal of the venom gland. This gland is of the acid type and we never observed the presence of a basic venom gland yet currently observed in other parasitic Hymenoptera.

In the larva just before the discharging of mæconium the accessory glands occurs as ectodermal invaginations similar to imaginal discs of the legs or wings. Even in the pre-pupa the various glands may be perceived. In the red-eyed stage of the pupa, the various glands are already in the imaginal form, except for the size.

The ovaries development has been studied on larvae having ended to feed. These ovaries are of the meroistic polytrophic type.

The ovary consists of a germarium and a vitellarium. The germarium is the main part of the ovariole (A, B and C zones) in the larva, the pre-pupa, the colourless-eyed pupa and the yellow-eyed pupa, and the vitellarium forms at last the main part of the ovariole in the imago (fig. 1).

In the young imago, as early as hatching, the whole ovarioles give only one mature oocyte ready to be laid (FLANDERS). In females prevented to lay their eggs (lack of hosts) as many as 3 mature eggs for each ovariole have been observed. (But we have never observed neither egg storage in the genital track nor oosorption process).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAROUGH-BONAB H., 1965. Étude de développement post-embryonnaire de l'ovaire chez *Ephestia kühniella* Z. (*Lep. Pyralidae*). Effects des radiations ionisantes. Thèse 3^e cycle Fac. Sc. Paris.
- BENDER J. C., 1943. Anatomy and histology of the female reproductive organs of *Habrobracon juglandis* ASH. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **36**, 537-545.
- BOULARD C., 1967. Étude du développement post-embryonnaire des gonades d'Hypoderme *Diptera (Estride)*. Thèse 3^e cycle Fac. Sci. Paris.
- BITSCH J., 1968. Données histologiques sur l'ovogenèse des *Machilis (Insecta Thysanoptera)*. *Ann. Sci. Naturelles Zool.*, 12^e S., 103-184.
- BOUCHER G. E., 1943. Anatomy of *Monodontomerus dentipes* Boh. an entomophagous chalcid. *Can. J. Res. D.*, **20**, 230-281.
- BROUSSAL G., 1966. Étude d'un complexe parasitaire, les Hyménoptères parasites et hyperparasites de *Brevicoryne brassicae* (Hom. *Aphididae*). Thèse de doctorat ès Sci. Nat. Fac. Sc. Reims, 187 p.
- CARAYON J., 1969. Emploi de noir chlorazol en anatomie microscopique des Insectes. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, N. S. **5**, 179-193.
- CHAUVIN R., éd., 1968. Traité de biologie de l'Abeille. Tome I, Biologie et physiologie générale, Masson et C^{ie}, 548 p.
- DE BACH P., WHITE E. B., 1960. Commercial mass culture of the California red scale parasite, *Aphytis lignanensis*. *California Agr. Expt. Sta. Bull.*, **770**, 58 p.
- D'ROSARIO A. M., 1942. On the development and homologies of the genitalia and their ducts in Hymenoptera. *Trans. R. Ent. Soc.*, **92** (2), 363-415.

- FLANDERS S. E., 1950. Regulation and ovulation and egg disposal in the parasitic *Hymenoptera*. *Can. Ent.*, **82**, 134-140.
- FLANDERS S. G., 1965. On the sexuality and sex-ratio of Hymenopterous populations. *Amer. Natur.*, **99**, 489-494.
- HANNA A. D., 1935. The morphology and anatomy of *Enchalcidia caryobory* HAN. (Hym. Chalcidae). *Bull. Soc. Ent. Egypte*, **19**, 326-364.
- JAMES H. C., 1926. The anatomy of Britisha phytophagous chalcidoid of the genus *Harmolita* (*Isosoma*). *Proc. Zool. Soc. London*, **75**, 182.
- JARRAYA M. A., 1969. Influence de l'alimentation avec des denrées normales ou irradiées sur l'ovogenèse et la fécondité d'*Orizioepphilus surinamensis* L. (Col. *Silvanidae*). Thèse de 3^e cycle, Fac. Sci. Paris.
- KING P. E., 1926. The structure and action of the spermatheca in *Nasonia vitripennis* (Hym. *Pteromalidae*). *Proc. Roy. Ent. Soc. London*, **37**, 73-75.
- LENSKY Y., SCHINDLER H., 1967. Motility and reversible inactivation of honey bee spermatozoa *in vivo* and *in vitro*. *Ann. Abeille*, **10**, 5-16.
- MORICEAU-HAYO, 1968. Contribution à l'étude anatomique de *Platymischus dilatatus* WEST (Hym. *Diapriidae*). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **93**, 269-280.
- NEWPORT G. The anatomy and development of certain *Chalcididae* and *Ichneumonidae* compared with their special oecology and Insects, with descriptions of a new genus and species of bee parasites. *Trans. Linn. Soc. London*, **21**, 61-77.
- POUT D., 1970. La spermatheque et des voies génitales femelles des Pyrrhocorides (Hemiptera). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.)*, **6**, 777-807.
- SRDIC Z., 1972. Développement nymphal et imaginal des ovaires, comportement de ponte, sex-ratio et déterminisme du sexe chez *Aphytis* (Hym. *Aphelinidae*) parasite ectophage des cochenilles. *Diaspididae* (Homoptera). Thèse 3^e cycle Univ. de Paris.
- SUDHA U. RAO, DE BACH P., 1969. Experimental studies on hybridization as sexual isolation between some *Aphytis* species (Hymenoptera *Aphelinidae*). *Hilgardia*, **39**, 515-567.
- TCHUMAKOVA B. M., 1968. Comparative anatomy and biologie of *Trichogramma evanescens* WESTW. (Hym. *Chalcidoidea*). *Trudy Vses. Inst. Zashch. Rast* (Proc. All. Union Sci. Res. Inst. Plant. Prot.), **31**, 164-182.
- TCHUMAKOVA B. M., GORUNOVA Z. S., 1963. Development of *Prospaltella perniciosi* tow. (Hym. *Aphelinidae*) parasite of San José Scale (*Hom. Coccoidea*). *Rev. Ent. l'U. R. S. S.*, (2), 320-328.
- VOEGELE J., 1970. Les *Aelia* du Maroc et leurs parasites oophages. Thèse de Doctorat ès Sciences naturelles, 323 p. Paris.
- ZINNA G., 1960. Recherche sugli insetti I. Specializzazione entomoparassitica negli *Encyrtidae*: Studio morfologico, etologico, fisiologico del *Leptomastix dactylopii* how. *Boll. Lab. Ent. Agr. Portici* (V) **18**, 1-148.

PLANCHE I

Ovogenèse d'*Aphytis* et aspect des glandes annexes chez le jeune imago.

- c : chorion
- ca : canal de la glande collétérique
- cas : capsule de la spermathèque
- cg : canal de la glande à venin
- cf : cellule folliculeuse
- cn : cellule nourricière
- cnp : cellule nourricière pycnotique
- cs : canal séminal
- fl : filament terminal
- gl. ax : glande collétérique
- gl. ac : glande à venin (glande acide)
- g. o : gaine ovarique
- g. s : glande de la spermathèque
- n : noyau de l'ovocyte
- o : ovocyte
- oc : oviscapte
- om : ovocyte mûr
- ol : oviducte latéral
- ov : ovariole
- ov. c : oviducte commun
- r : réservoir de la glande acide
- sq : sécrétion de la glande collétérique
- sg. s : sécrétion de la glande spermathécale
- sp : spermathèque

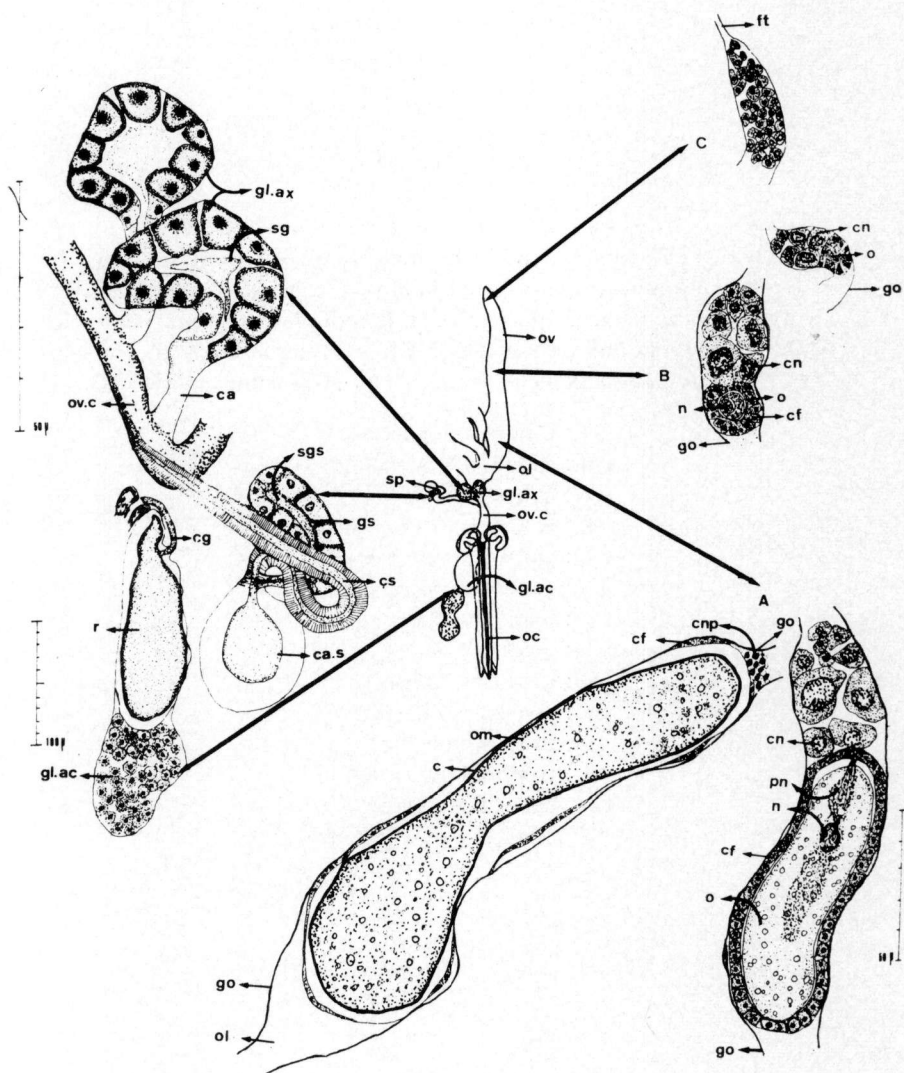


PLANCHE II

Ovaires d'*Aphytis*, d'après des dissections suivies de fixation, coloration et montage *in toto*, chez la larve (L), la prénympe (PN), la nymphe aux yeux incolores (NYI), la nymphe aux yeux jaunes (NYJ), la nymphe aux yeux rouges (NYR), la nymphe aux yeux noirs (NYN), la nymphe aux yeux verts (NYV) et le jeune imago (JI).

cf : cellule folliculeuse
cm : cellule mésodermique
co : calice ovarien
eo : ébauche d'oviscapte
gm : gaine mésodermique
go : gaine ovarique
jo : jeune ovocyte
o : ovaire
ol : oviducte latéral
ov : ovariole
pr : proctodéum
t : trophocyte
tm : tube de Malpighi
tp : trophocyte pycnotique

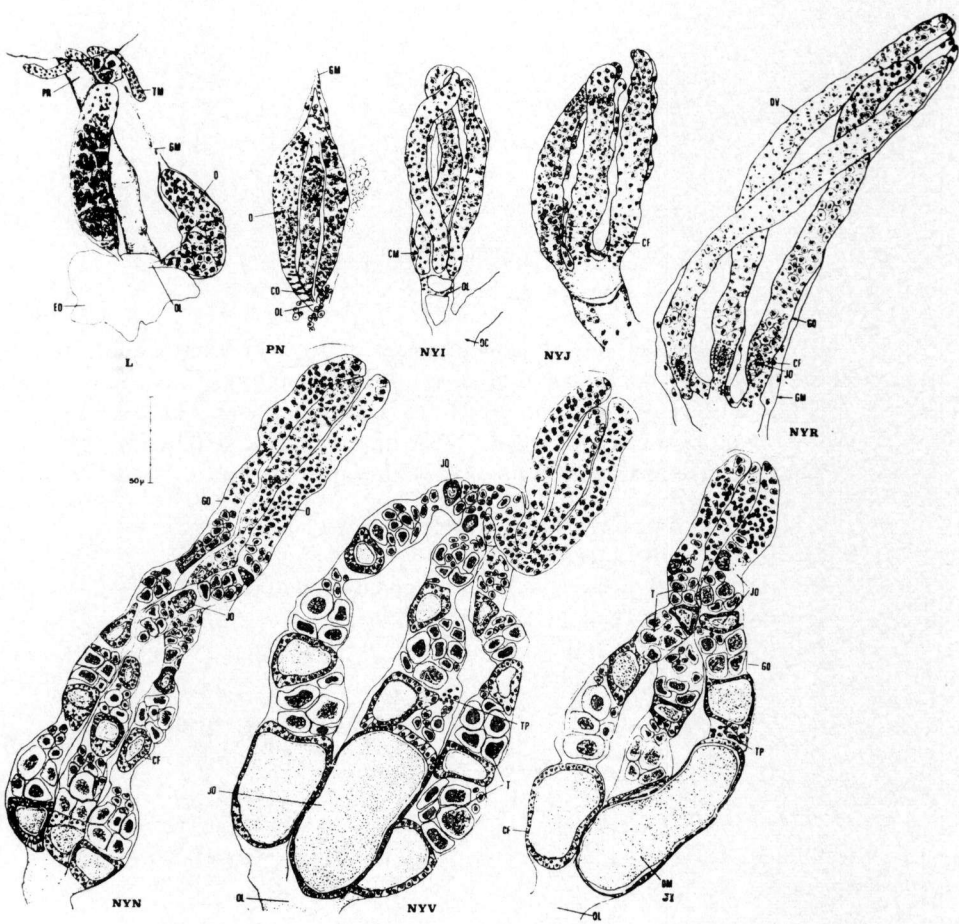


PLANCHE III

Développement des glandes annexes et de la spermathèque chez *Aphytis*, au cours de la nymphose : (PN : prénymphé) ; NYI : nymphe aux yeux incolores ; NYJ : nymphe aux yeux jaunes ; NYR : nymphe aux yeux rouges ; NYN : nymphe aux yeux noirs ; NYU : nymphe aux yeux verts ; JI : jeune imago.

cas ou csp : capsule de la spermathèque

cs : canal séminal

g. as : glande accessoire (glande collétérique)

g. sp : glande de la spermathèque

o. c : oviducte commun

o. l : oviducte latéral

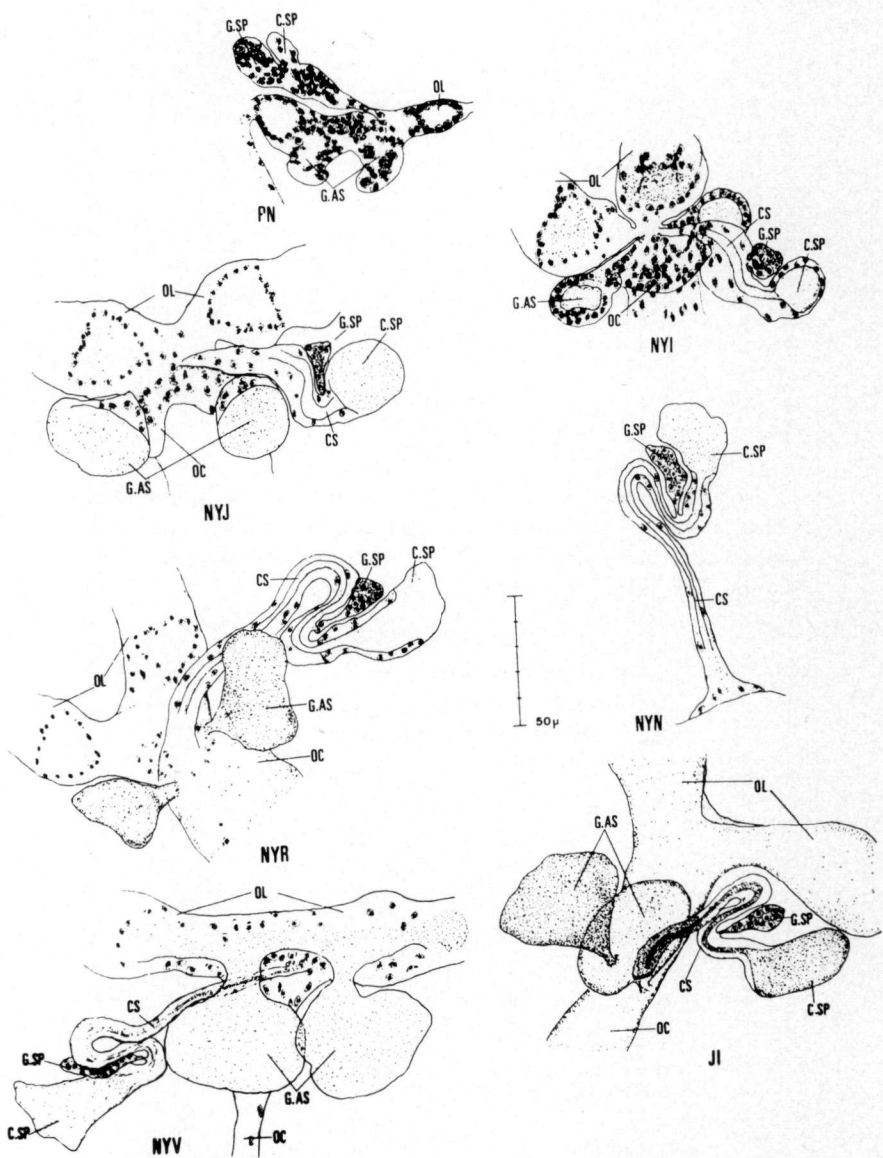
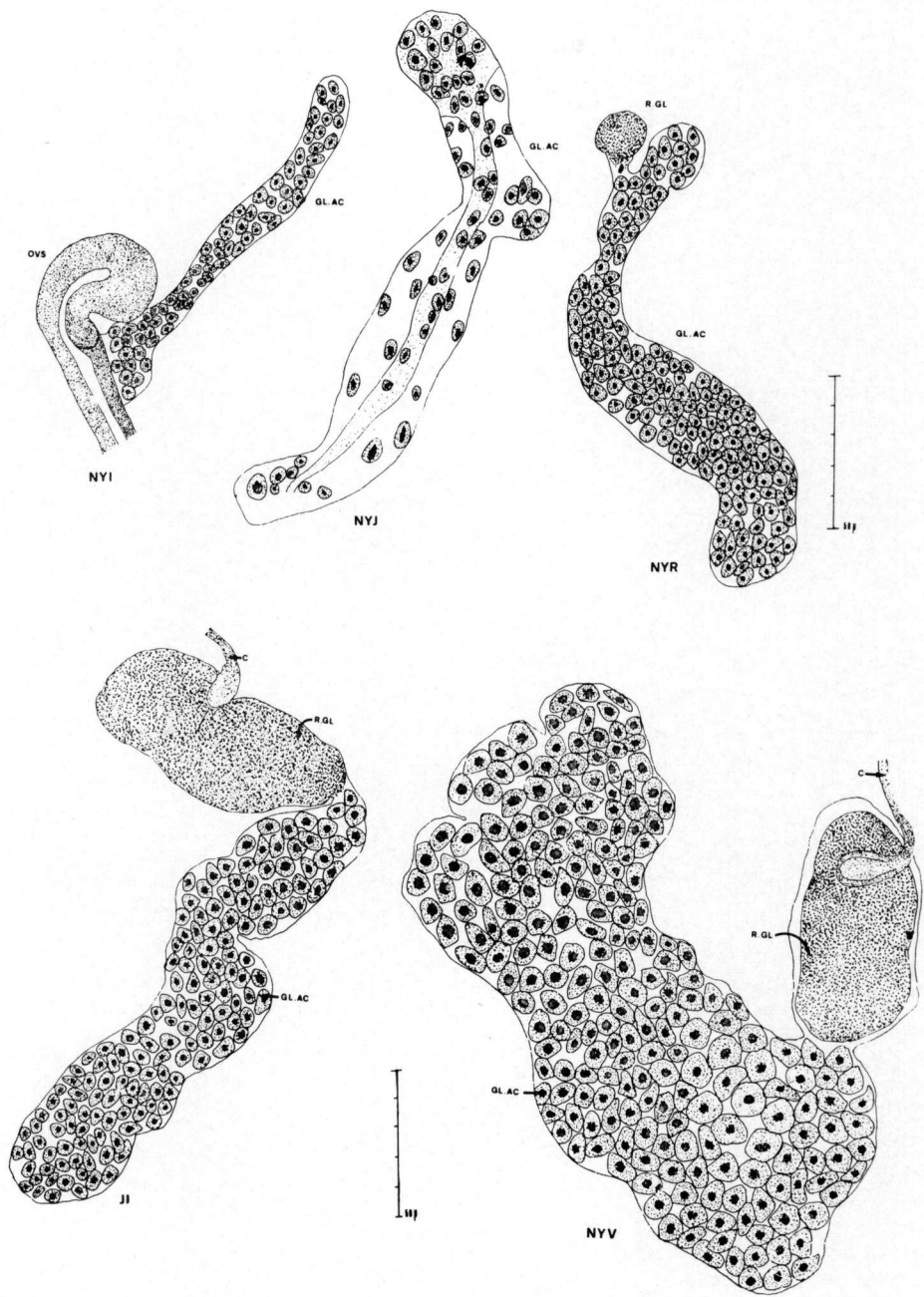


PLANCHE IV

Développement de la glande à venin au cours de la nymphose et chez le jeune imago. NYI : nymphe aux yeux incolores ; NYJ : nymphe aux yeux jaunes ; NYR : nymphe aux yeux rouges ; NYV : nymphe aux yeux verts ; JI : jeune imago.

c : canal de la glande à venin
gl. ac : glande acide
ovs : oviscapte
r. gl : réservoir de la glande



VARIABILITÉ DES EFFETS LÉTAUX
DES BASSES TEMPÉRATURES
EN FONCTION DU STADE
DE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE
AUQUEL ELLES SONT APPLIQUÉES
CHEZ LA PYRALE DE LA FARINE
(*ANAGASTA KUHNIELLA* ZELL., LEPID., PYRALIDAE)

Jeanne DAUMAL, P. JOURDHEUIL et R. TOMASSONE*

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
06602 Antibes

* Laboratoire de Biométrie,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas

RÉSUMÉ

En fonction du stade d'incubation auquel ils sont exposés à des températures inférieures au seuil de développement, les œufs d'*Anagasta kühniella* manifestent des différences notables de résistance au froid. Pour les deux températures considérées (+ 4,5°C et - 1°C), les délais de survie varient de façon sensiblement parallèle : pratiquement nuls en phase de multiplication nucléaire, ils s'accroissent ensuite jusqu'à la fin de la blastocinèse puis diminuent progressivement jusqu'à l'éclosion. L'effet léthal du séjour au froid ne se manifeste pas seulement sur l'embryon mais peut également se répercuter sur les stades ultérieurs.

INTRODUCTION

La Teigne de la Farine, *Anagasta kühniella* ZELL. a été d'abord essentiellement utilisée, à la Station de Lutte biologique d'Antibes, en vue de l'élevage continu de *Phanerotoma flavitestacea* FISCHER, parasite ovariaire de la Pyrale du Caroubier,

Ectomyelois ceratoniae ZELL. (BILIOTTI et DAUMAL, 1969). Par la suite, cet insecte des denrées s'est avéré particulièrement adapté à la production d'une gamme très étendue d'insectes parasites et prédateurs :

— certains de ceux-ci étant d'ailleurs plus ou moins polyphages et normalement associés à des *Pyralidae*, tels les Hyménoptères *Devorgilla* (= *Nemeritis*) *canescens* GRAV., *Diadegma chrysosticta* GMEL., *Microbracon hebetor* SAY., des Coléoptères *Cleridae* du genre *Opilo* et un Diptère Tachinaire *Craspedothrix zonella* ZETT ;

— d'autres, par contre, étant naturellement inféodés à des hôtes ou à des proies fort différents de la Teigne de la Farine, tels diverses Punaises *Anthocoridae* (*Anthocoris nemoralis* var. *superbus* WESTH., *Cardiasthetus nazarensis* REUT., *C. fasciventris* GARB., *C. exiguus* POPP., *Buchananiella continua* B. WHITE, *Blasptothetus pallenscens* POPP.), des *Miridae* (*Heterotoma meriopterum* SCOP., *Dicyphus errans* WOLFF.), des *Nabidae*, divers *Coccinellidae* (IPERTI, BRUN, DAUMAL, 1972 ; IPERTI, TREPANIER-BLAIS, 1972), des larves de *Cantharidae*, certaines larves de *Syrphidae* comme *Xanthandrus comtus* HARR. (LYON, 1968) et même un parasite spécifique de la Teigne de l'Olivier, *Chelonus eleaphilus* SILV. (ARAMBOURG, 1967).

L'entretien des souches ou l'élevage en masse de ces auxiliaires suppose non seulement la mise en place d'une unité importante de production d'œufs d'*A. kühniella* mais des possibilités de stockage de cet aliment de substitution afin de pallier certaines irrégularités, soit au niveau de l'approvisionnement, soit au niveau de l'utilisation. C'est dans cette perspective qu'il nous a paru intéressant de définir la capacité de résistance au froid de l'œuf d'*A. kühniella* et de voir notamment s'il n'existait pas, au cours du développement embryonnaire, un stade particulier susceptible de supporter une conservation d'assez longue durée.

En ce qui concerne cette espèce, les travaux ont jusqu'alors essentiellement porté sur la définition des seuils thermiques de développement ou des seuils de résistance à la congélation pour chaque stade pris dans sa globalité (SALT, 1936). Par contre, pour d'autres espèces, une variabilité de résistance au froid en fonction de l'âge de l'embryon a déjà été mise en évidence. Dans le cas de *Cimex lectularius*, de premières observations ont été effectuées par GEISTHARDT (1937) et OMORI (1938). Les études ont été reprises sur des bases méthodologiques beaucoup plus précises par JOHNSON (1940) qui établit que la durée d'un séjour à basse température (7,7°C) nécessaire pour obtenir 50 p. 100 de mortalité est significativement différente selon que ce traitement est effectué avant ou après le 4^e jour d'incubation à 23°C. Des faits analogues ont été enregistrés également sur des insectes des denrées tels que *Tribolium confusum*, tout d'abord par NAGEL et SHEPPARD (1934) puis par WATTERS (1966), *Plodia interpunctella* par CLINE (1970) ainsi que sur d'autres espèces à régime phytophage telles qu'*Agrotis orthogonia* (LINDSAY, 1954) *Eurygaster integriceps* (SAFAVI, 1958) ou prédateur telle que *Chrysopa carnea* (KUZNETZOVA, 1970). En fait tous ces auteurs donnent généralement des informations assez globales (différences de résistance entre le début et la fin du stade embryonnaire) ou partielles (étude limitée à une partie du stade) voire même difficiles à interpréter, soit parce que le matériel biologique s'avère trop hétérogène, soit parce que l'expérimentation n'a pas été menée de façon suffisamment rigoureuse.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ÉTUDE

A. — Sélection du matériel biologique

Les œufs proviennent d'un élevage continu d'*A. kühniella* mis en place depuis une dizaine d'années et produisent journallement de 1 000 à 1 500 femelles. Les stades préimaginaux sont élevés par lots de 5 000 individus sur semoule de blé dur dans une salle soumise à une thermopériode comportant alternativement une température de 24-25°C pendant le jour (8 à 10 h) et de 19 à 20°C pendant la nuit.

Afin de diminuer l'hétérogénéité du matériel d'étude, un certain nombre de précautions ont été respectées au moment de la mise en place de l'expérimentation :

1. Les œufs sont originaires de pontes émises par les femelles durant la troisième nuit qui suit leur accouplement et sont prélevés entre 19 et 21 heures, c'est-à-dire au moment où la ponte est la plus intense.

2. Dans la mesure du possible, pour un groupe d'expériences déterminées, tous les œufs proviennent d'un même lot de pondeuses.

3. Les délais entre l'émission de l'œuf et le prélèvement sont en général inférieurs à une heure et n'excèdent en aucun cas deux heures.

4. Une fois recueillies, les pontes sont rincées à l'eau et immédiatement réparties au pinceau sur des languettes de papier noir par groupe de 3 à 600 œufs espacés les uns des autres d'environ 1/2 mm. La durée des manipulations précédant la mise en expérience est toujours inférieure à 15 minutes.

B. — Choix du dispositif expérimental

Les températures choisies pour les essais de résistance au froid sont respectivement de + 4,5°C et de - 1°C (avec un écart de $\pm 1^\circ\text{C}$). Elles se situent au-dessous du seuil d'incubation qui avoisine 6°C et correspondent aux conditions qui, lors d'essais préliminaires, se sont avérées particulièrement favorables à la conservation.

Après leur récolte et leur étalement, les œufs sont, soit immédiatement soumis au froid, soit tout d'abord incubés à 20°C pendant un temps variable, c'est-à-dire 2, 4, 8, 12, 16, 24, 48, 72, 92, 96, 120, 144 et 168 heures. D'après les études réalisées par M^{lle} HAWLITZKY (1972), ces délais correspondent à différentes étapes du développement embryonnaire s'étageant depuis la multiplication des noyaux jusqu'à l'éclosion de la larve (tabl. 1).

TABLEAU I

*Différentes étapes de l'embryogenèse d'*Anagasta kühniella*
en fonction de la durée du séjour à 20°C*

(d'après N. HAWLITZKY)

0-12 heures	multiplication des noyaux.
12-13 heures	blastoderme — séreuse.
15-17 heures	enfoncement de la bandelette germinative.
24 heures	formation de l'amnios.
48 heures	individualisation du massif endomesodermique.
72 heures	maximum de développement de la bandelette.
92 heures	condensation et segmentation de la bandelette.
96 heures	début de la blastocinèse.
96 heures	achèvement du retournement de l'embryon.
120 heures	embryon complètement différencié.
144 heures	achèvement de la croissance.
168 heures	éclosion.

Après cette phase initiale d'incubation, les lots sont alors soumis au froid pendant une durée de 1, 2, 3, 4, 5, 9, 14, 20 et 30 jours (essai à -1°C) ou de 1, 5, 9, 14, 20 et 30 jours (essai à $+4,5^{\circ}\text{C}$).

Le temps de séjour au froid échu, les lots sont alors ramenés au laboratoire. Après élimination de tous les œufs anormaux, c'est-à-dire stériles ou déformés par les manipulations (0,5 à 2 p. 100 de la masse totale), on isole, dans chacun des essais, 5 groupes de 50 œufs qui sont déposés sur une couche de semoule et soumis à une température de 29°C jusqu'à l'éclosion. Un dénombrement des larves sorties de leur chorion est alors effectué ce qui permet d'établir, sur l'ensemble des 5 lots (250 œufs au total), un taux moyen de survie embryonnaire.

Le choix de deux conditions thermiques différentes avant et après passage au froid, c'est-à-dire respectivement 20 et 29°C , est essentiellement conditionné par la disponibilité en locaux d'expérimentation. Ces deux températures se situent dans la zone optimale pour le développement embryonnaire ainsi qu'en témoignent d'ailleurs les taux de survie enregistrés sur lots témoins (généralement plus de 95 p. 100 d'éclosion et parfois près de 100 p. 100).

Par ailleurs, une partie des larves issues de différents types de traitements thermiques ont été maintenues en élevage jusqu'à l'état imaginal de façon à contrôler dans quelle mesure l'exposition au froid pendant la vie embryonnaire pouvait avoir une incidence sur la vitalité des stades ultérieurs. Un rapport entre le nombre de larves néonates mises en expérience et le nombre d'adultes obtenus au terme du développement a pu ainsi être établi (fig. 5, p. 239).

II. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS CONCERNANT LA MORTALITÉ EMBRYONNAIRE

A. — *Présentation graphique des données numériques*

Pour chaque stade de développement embryonnaire (exprimé en heures d'incubation initiale à 20°C) et pour les deux températures expérimentées ($+4,5^{\circ}\text{C}$ et -1°C), les données chiffrées concernant le pourcentage de survie à l'éclosion en fonction du temps de séjour au froid ont été portées sur un graphique à échelle probits, ce qui a permis, tout d'abord, d'établir une ligne de régression pour chacun des lots expérimentaux. Ensuite, à partir de cette construction, il a été possible de définir, tant à -1°C qu'à $+4,5^{\circ}\text{C}$, les temps d'exposition nécessaires pour obtenir successivement 10 (doses létales 10), 50 (DL 50) et 90 p. 100 de mortalité à l'éclosion (DL 90) ainsi qu'il est montré dans les figures 1 A et 1 B. Afin de ne pas trop surcharger ces graphiques, seules ont été reportées les courbes de survie les plus caractéristiques.

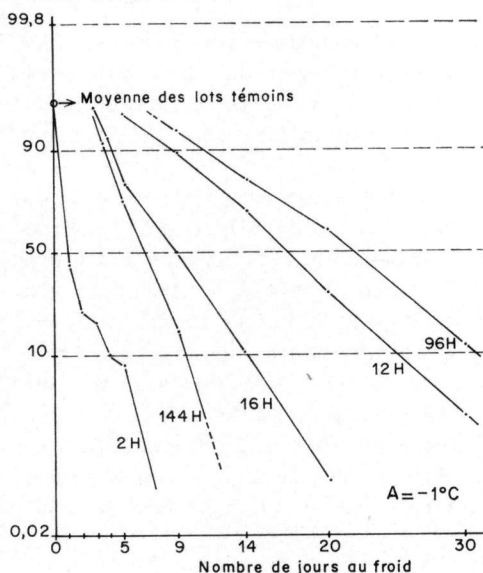
Enfin ces données une fois acquises ont été reprises dans les figures 2 A et 2 B qui expriment la variation des DL 10, 50 et 90 (exprimées en jours), soit plus simplement l'évolution de la résistance au froid, en fonction de l'âge de l'embryon (exprimé en heures d'incubation initiale à 20°C).

B. — *Méthodes d'analyse*

Afin de déterminer le degré de signification des différences observées en fonction du temps d'incubation initiale à 20°C , l'ensemble des données a été confié pour analyse au laboratoire de biométrie du C. N. R. Z.

Seuls ont été pris en considération les taux de survie obtenus pour des durées d'exposition au froid communes aux deux séries d'expériences (-1°C + $4,5^{\circ}\text{C}$) soit 0, 1, 5, 9, 14, 20 et 30 jours. A partir de ces résultats, il a été possible d'établir 21 courbes de survie, dont 9 pour l'exposition à -1°C correspondant à des durées d'incubation initiale à 20°C de 2, 8, 12, 16, 24, 48, 96, 144 et 168 heures (lots A₁ à I₁) et 12 pour l'exposition à $+4,5^{\circ}\text{C}$ correspondant à des temps d'incubation initiale à 20°C de 2, 4, 8, 12, 16, 24, 48, 72, 92, 96, 120 et 144 heures (lots A₂ à L₂).

N d'œufs éclos (échelle probits)
N d'œufs en expérience



N d'œufs éclos (échelle probits)
N d'œufs en expérience

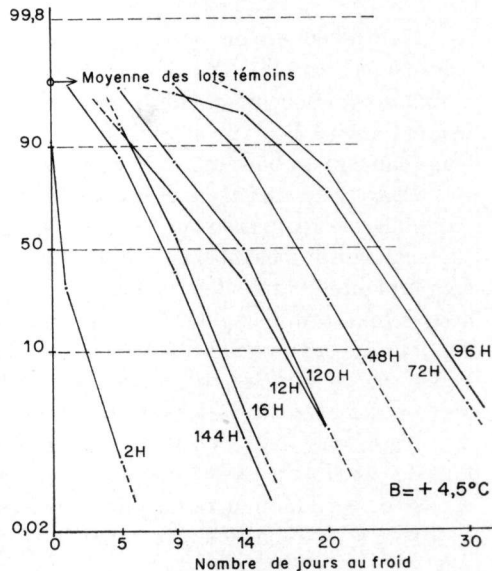
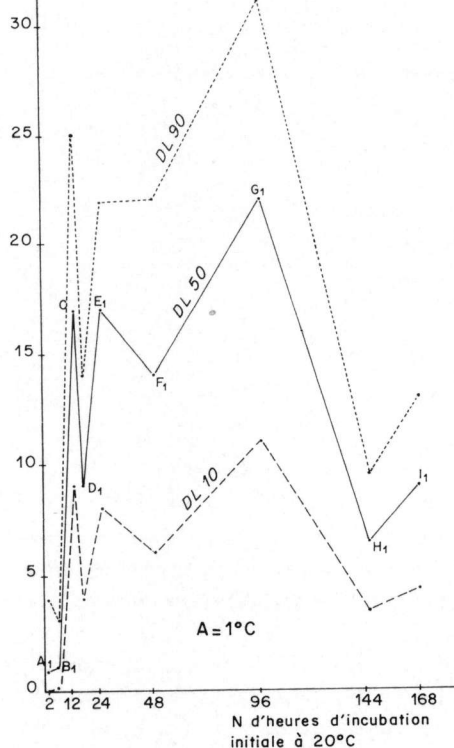


FIG. 1. — Influence de la durée du séjour au froid sur le taux d'éclosion larvaire pour des œufs ayant subi un temps variable d'incubation initiale à 20°C (0 à 144 heures)

A : essai à -1°C ; B : essai à $+4.5^{\circ}\text{C}$

N de jours
à -1°C



N de jours
à $+4.5^{\circ}\text{C}$

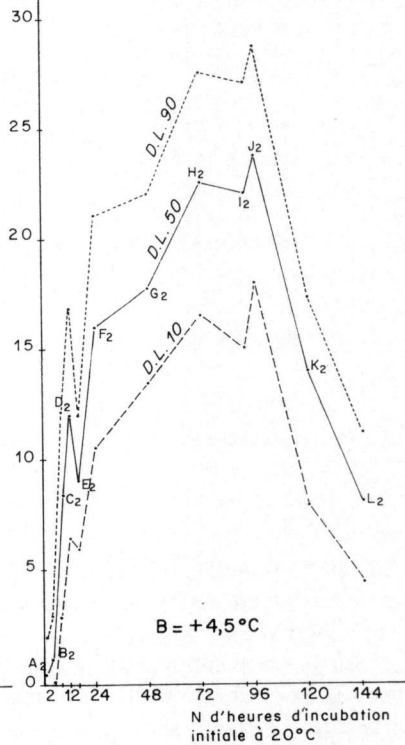


FIG. 2. — Temps de séjour au froid provoquant respectivement 10, 50 et 90 p. 100 de mortalité (DL 10, DL 50, DL 90) sur des œufs ayant subi un temps variable d'incubation initiale à 20°C (0 à 168 heures)

A : essai à -1°C ; B : essai à $+4.5^{\circ}\text{C}$

Naturellement on peut ajuster ces courbes à des modèles prédéterminés (par exemple les « probits ») et les comparer entre elles pour déterminer des groupes plus ou moins homogènes ; mais les méthodes statistiques classiques se prêtent relativement mal à ce type d'analyse, et surtout les calculs à faire sont extrêmement longs sans qu'au bout on ait la certitude d'un résultat clair.

Pour cette raison, nous avons essayé, dans un premier temps, de trouver une technique de regroupement des courbes sans faire aucune hypothèse sur leur structure mais en imposant tout simplement aux courbes d'un même groupe d'être plus ressemblantes entre elles qu'elles ne le seraient d'un groupe à l'autre. Pour cela nous avons utilisé la méthode des nuées dynamiques de DIDAY (1971, 1972) qui consiste à déterminer des éléments suffisamment représentatifs des groupes à constituer (ici ce sont les courbes les plus « typées » de l'ensemble des 21) et de voir, grâce à des essais successifs, si cette stabilité est réelle ou fortuite.

Ainsi nous avons vu trois groupes extrêmement stables et différents entre eux, l'un de ces trois pouvant d'ailleurs dans une certaine mesure, à nouveau, se scinder en deux. En fonction de la durée initiale d'incubation avant exposition au froid, les données se répartissent comme suit :

TABLEAU 2

Regroupement des lots par la méthode des nuées dynamiques de DIDAY

	Temps initial d'incubation avant exposition au froid	
	lots exposés à -1°C	lots exposés à $+4,5^{\circ}\text{C}$
Premier groupe (Gr 1)	A ₁ : 2 heures B ₁ : 8 —	A ₂ : 2 heures B ₂ : 4 —
Deuxième groupe (Gr 2)	C ₁ : 12 — E ₁ : 24 — F ₁ : 48 —	F ₂ : 24 — G ₂ : 48 — K ₂ : 120 —
Troisième groupe (Gr 3)	D ₁ : 16 — H ₁ : 144 — I ₁ : 168 —	C ₂ : 8 — D ₂ : 12 — E ₂ : 16 — L ₂ : 144 —
Quatrième groupe (Gr 4)	G ₁ : 96 —	H ₂ : 72 — I ₂ : 92 — J ₂ : 96 —

En fait le premier et le quatrième groupes sont plus voisins entre eux que ne le sont les deux autres et l'on peut « moduler » l'interprétation en tenant compte de cette ressemblance.

Il nous a paru intéressant d'établir les 4 courbes de survie de chacun de ces groupes (fig. 3) et de les étudier avec des techniques plus classiques. Si nous calculons en particulier les temps pour lesquels la survie est de 50 p. 100 (DL 50), nous trou-

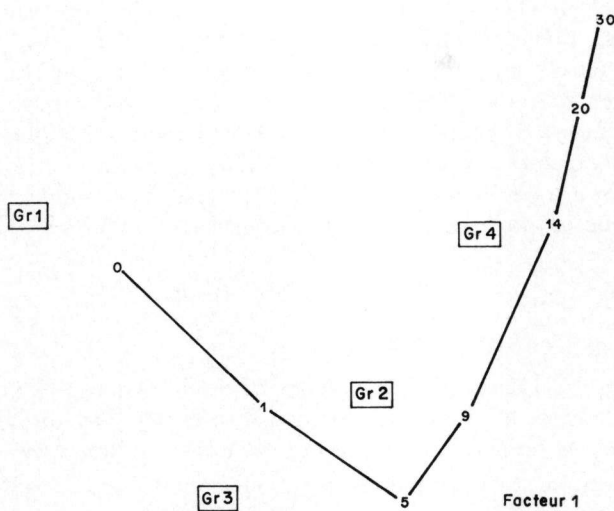


FIG. 3. — Représentation simultanée des groupes de lots mis en expérience et des durées de séjour au froid dans le premier plan d'une analyse factorielle de correspondance

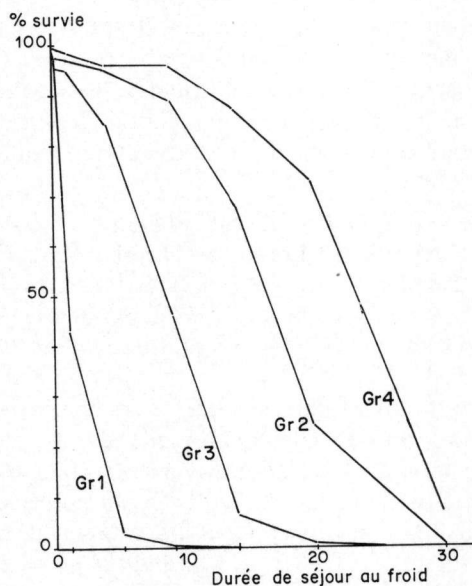


FIG. 4. — Relation entre le taux de survie embryonnaire et la durée de leur séjour au froid pour les quatre groupes de lots déterminés par la méthode des nuées dynamiques

vons respectivement 1,5 jours pour Gr 1, 8,4 pour G 3, 15,1 pour Gr 2 et 21,2 pour Gr 4. A l'intérieur de chaque groupe, les temps sont très homogènes.

Les données doivent naturellement s'interpréter à l'aide des points caractéristiques de la courbe ; on peut, si on le souhaite, poursuivre l'analyse par une étude plus fine afin de déterminer, dans les profils de survie, ce qui caractérise chacun des quatre groupes ; c'est ce que nous avons fait par une analyse factorielle des correspondances, outil maintenant bien rôdé en analyse de données. Les résultats sont fournis sous forme graphique (fig. 4) ; ils correspondent tout simplement à l'analyse du tableau de chiffres qui a servi à tracer les courbes de survie.

C. — Discussion des résultats

1. *Physionomie générale du phénomène.*

De l'analyse factorielle des correspondances, il ressort très nettement une grande différence entre les quatre groupes ; la disposition sur le graphique des axes factoriels permet de confirmer de façon objective les résultats suivants :

1. L'axe horizontal du graphique représente l'évolution dans le temps de la survie ; celle-ci est de plus en plus importante quand on passe successivement des groupes 1 à 3 puis 2 à 4.

2. La proximité d'un point « groupe » et celle d'un point « jour » traduit l'importance relative de la survie en ce jour pour le groupe considéré ; ainsi le groupe 1 représente une survie importante seulement au démarrage de l'expérience puis négligeable par la suite ; la mortalité pour le groupe 3 reste faible jusqu'au 5^e jour puis s'accroît brutalement dès le 9^e. Pour les groupes 2 et 4 les points critiques se situent respectivement au 9^e et au 14^e jours.

3. L'axe vertical permet de mettre en évidence l'importance toute particulière du 5^e jour d'exposition au froid ; indépendamment du facteur temps mis en évidence sur le premier axe, c'est à ce moment de l'évolution que les différences entre groupes paraissent les plus accusées.

Si l'on rapproche ces résultats de ceux présentés dans les figures 1 et 2, on constate qu'il y a une évolution flagrante de la résistance au froid en fonction du stade embryonnaire. Partant d'un niveau très faible, elle s'accroît ensuite rapidement pour plafonner avec les embryons âgés de 96 heures puis diminue progressivement jusqu'au moment de l'éclosion, ceci quelle que soit la température utilisée (-1°C ou $+4,5^{\circ}\text{C}$).

Si l'on examine les résultats plus en détail, nous constatons qu'au départ pour tous les lots ayant 0 à 8 heures d'incubation initiale, tant à $4,5^{\circ}\text{C}$ qu'à -1°C (A_1 , B_1 , A_2 , B_2), les résultats ne sont pas significativement différents avec une DL 50 à peine supérieure à un jour. De même, le maximum de résistance atteint des valeurs sensiblement identiques dans les deux types de traitement (DL 50 à 22-23 jours pour $+4,5^{\circ}\text{C}$ aux points H_2 , I_2 , J_2 ; DL 50 à 22 jours pour -1°C au point G_1) pour des œufs ayant subi un temps d'incubation à 20°C oscillant entre 70 et 100 heures. Enfin, peu avant l'éclosion, nous retrouvons également une étroite affinité entre les deux courbes avec une forme forte groupant les points H_1 , I_1 (144 et 168 heures d'incubation initiale à 20°C avec une DL 50 de 6 à 9 jours à -1°C) et le point L_2 (144 heures à 20°C avec une DL 50 de 8 à 9 jours à $4,5^{\circ}\text{C}$).

Il convient de noter par ailleurs que, pour l'ensemble des lots, il n'y a généralement aucune différence significative entre le pourcentage d'éclosion des pontes témoins et des pontes ayant subi un bref séjour au froid (fig. 1 A et 1 B) ce qui permet de conclure que le choc thermique proprement dit résultant du passage d'une haute à une basse température et vice versa ne semble pas affecter la vitalité de l'embryon. Une exception est toutefois observée pour les œufs ayant un temps initial d'incubation à 20°C inférieur à 10 heures, mais celle-ci s'explique par le fait que *l'effet de la durée du séjour au froid* sur ces stades particulièrement sensibles commence à se manifester même lorsque l'exposition à -1°C ou à +4,5°C est inférieure ou égale à un jour.

2. Différences observées entre les deux types de traitements.

On observe, aussi bien dans la figure 2 A que dans la figure 2 B, un point singulier correspondant à 16 heures d'incubation initiale, à savoir qu'après un rapide et très significatif accroissement de la résistance au froid entre 6 et 12 heures, il se produit une chute brutale aux points D₁ et E₂ puis ensuite une nouvelle remontée respectivement en E₁ et F₁, F₂ et G₂.

Si, à l'analyse statistique, le point D₂ ne peut être valablement distingué des points C₂ et E₂, par contre D₁ s'individualise nettement par rapport au groupe formé par C₁, E₁ et F₁ ce qui semble confirmer l'existence d'une sensibilité particulière au froid à ce stade précis de l'embryogenèse. Il n'est d'ailleurs pas impossible qu'à d'autres périodes de l'incubation, il apparaisse de tels stades critiques mais leur existence a pu nous échapper du fait que nos points expérimentaux sont nettement plus espacés.

D'une façon générale la comparaison point par point des figures 2 A et 2 B permet de mettre en évidence quelques légères différences entre les résultats obtenus à +4,5°C et -1°C.

Tout d'abord, si on se limite aux données relatives à la DL 50, il semble qu'au départ la résistance au froid est plus élevée à -1°C (œufs ayant 12 à 24 heures d'incubation) et qu'ensuite, par contre, les résultats sont en faveur de l'autre température.

Mais le phénomène le plus net concerne les valeurs relatives de la DL 10 et de la DL 90. A 4,5°C, on constate une relative constance dans les écarts entre DL 10 et DL 90 quel que soit le stade embryonnaire (fig. 2 A) ou encore un parallélisme assez étroit entre les pentes des différentes droites de régression (fig. 1 A) après un plateau de plus ou moins longue durée. En d'autres termes, la mortalité embryonnaire, une fois déclenchée, évolue de façon aussi rapide en fonction de la durée de séjour au froid qu'il s'agisse d'un stade embryonnaire jeune ou âgé, mais son déclenchement (du moins l'apparition de la DL 10) presque immédiat pour des œufs de moins de 6 heures d'âge, peut, par contre, demander plus de 15 jours pour des œufs ayant 70 à 100 heures d'incubation initiale à 20°C.

En revanche, à -1°C, le phénomène semble présenter une physionomie fort différente. Mis à part le cas d'œufs fraîchement émis, la DL 10 reste sensiblement constante et n'excède pas 10 jours ; par contre, l'écart entre DL 10 et DL 90 s'accroît d'autant plus que l'on a affaire à un stade plus résistant. En d'autres termes, contrairement à ce qui est observé à +4,5°C, la mortalité apparaît dans tous les lots assez précocement mais son évolution en fonction du temps d'exposition au froid peut

varier dans de larges proportions selon le stade embryonnaire, ce qui se traduit par des droites de régression à pentes variables (fig. 1 B).

Cette particularité présente un intérêt pratique immédiat. Bien qu'aux deux températures expérimentées la DL₅₀ soit sensiblement identique notamment pour le stade le plus résistant (22 à 23 jours pour 96 heures d'incubation initiale), la conservation des œufs à 4,5°C s'avère plus intéressante dans la mesure où, jusqu'à un délai de 15-18 jours, la mortalité reste négligeable (< 10 p. 100) alors qu'à — 1°C il y aura déjà un déchet important.

3. Relation entre l'embryogenèse et l'évolution de la résistance au froid.

En comparant ces différents résultats avec les études réalisées par N. HAWLITZKY (1972) sur l'embryologie d'*A. kühniella*, il a été possible d'établir une relation chronologique précise avec les différentes phases de l'ontogenèse (tabl. 1). Il en ressort que les stades les plus sensibles au froid sont, par ordre décroissant, la période de multiplication nucléaire (0-12 heures), la période d'enfoncement de l'ébauche dans le vitellus ou condensation (15-17 heures) ainsi que la phase ultime de l'incubation notamment lorsque l'embryon est complètement formé. Par contre, la résistance s'accroît tout d'abord pendant la période d'édification du blastoderme, puis pendant la période de différenciation des feuillettes pour atteindre son maximum au cours de la blastocinèse (92-96 heures).

Dans l'état actuel de nos connaissances, il paraît impossible de rattacher cette variation de la résistance à un phénomène morphogénétique, physiologique ou biochimique particulier d'autant que l'embryon n'est certainement pas seul en cause mais qu'il conviendrait également de tenir compte de la perméabilité des enveloppes embryonnaires et du chorion et des phénomènes de rehydratation.

Il semble d'ailleurs que d'une espèce à l'autre, l'évolution de la sensibilité au froid en fonction de l'âge de l'œuf prenne des caractères fort différents : si pour *Plodia interpunctella* (CLINE, 1970), *Eurygaster integriceps* (SAFAVI, 1968), *Tribolium* sp. (WATTERS, 1966 ; NAGEL et SHEPPARD, 1934), *Agrotis orthogonia* (LINDSAY, 1954), les stades jeunes s'avèrent plus sensibles que les stades plus avancés, les résultats sont, par contre, inversés pour *Cimex lectularius* (OMORI, 1938 ; JOHNSON, 1940) et pour *Chrysopa carnea* (KUZNETSOVA, 1970). A l'approche de l'éclosion, *Tribolium* présente selon NAGEL et SHEPPARD à nouveau une diminution de la résistance au froid, tandis que *Cimex lectularius* (GEISTHARDT) manifeste un taux de survie particulièrement élevé.

III. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS CONCERNANT LA MORTALITÉ POSTEMBRYONNAIRE

A. — Représentation graphique

Les études portent en fait uniquement sur des lots ayant un temps d'incubation initiale à 20°C inférieur ou au plus égal à 48 heures et exposés à la température de + 4,5°C pendant un temps variable (d'une demi-journée à 16 jours au maximum).

L'exploitation des résultats n'a été effectuée que pour les lots ayant au moins

10 heures d'incubation initiale car, avec des embryons plus jeunes, la mortalité est presque totale au bout de quelques jours d'exposition au froid et il n'est pas possible de suivre le phénomène sur un laps de temps suffisant pour en tirer des conclusions valables.

Même avec les lots plus âgés, soit respectivement 12 heures, 16 heures, 24 heures et 48 heures d'incubation, le nombre de données chiffrées est relativement réduit. C'est pourquoi le graphique 5 A exprimant le pourcentage d'adultes obtenus par rapport au nombre de larves néonates mises en expérience, ceci en fonction du temps d'exposition des œufs au froid, a été établi en faisant une moyenne des résultats obtenus pour les 4 lots. La figure 5 B reprend les mêmes données en utilisant, non plus les pourcentages absolus de survie, mais les pourcentages relatifs (par rapport à des témoins non soumis au froid) et en exprimant ces résultats en échelle probits.

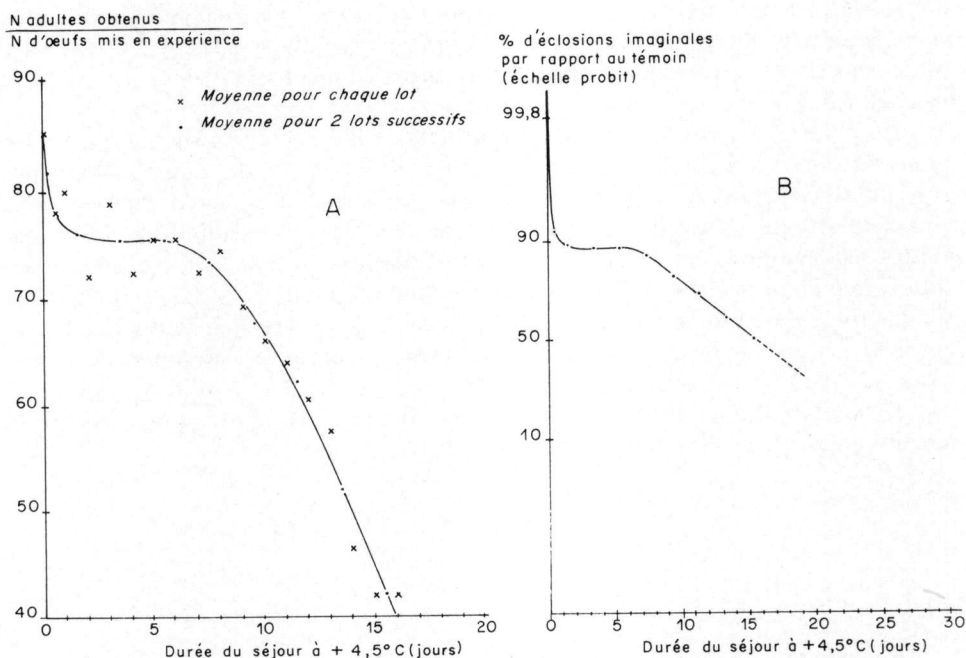


FIG. 5. — Relation entre le taux de survie postembryonnaire et la durée de séjour au froid des œufs d'*A. kühniella*

A : Représentation en échelle arithmétique de l'évolution du rapport entre le nombre d'œufs vivants mis en expérience et le nombre d'adultes obtenus.

B : Représentation en échelle probits de l'évolution du taux de survie exprimé en pourcentage par rapport à un lot témoin non exposé au froid.

B. — Discussion des résultats

L'examen des graphiques ainsi obtenus montre nettement que les traitements subis par les embryons ont une action sensible sur la vitalité des stades ultérieurs. Toutefois il convient de distinguer au moins deux phénomènes complémentaires :

— Tout d'abord, quelle que soit la durée du séjour au froid, même si elle est très brève (12 heures), on constate dans tous les lots un taux de survie qui est au

moins de 10 p. 100 inférieur à celui du témoin. Ceci démontre que l'effet de choc dû au passage brutal de la chaleur au froid et vice versa, s'il n'a pas d'influence significative sur la vitalité de l'embryon, a un effet différé non négligeable au cours du développement ultérieur.

— Il y a par ailleurs une action également très nette de la durée du séjour au froid mais celle-ci n'apparaît qu'au bout d'un certain laps de temps. Jusqu'à 6 jours, il ne semble pas y avoir de mortalité additionnelle notable par rapport à l'effet de choc. Par contre, au-delà de ce délai, on constate une diminution de plus en plus sensible du taux de survie imaginal ; celui-ci tombe à un chiffre à peine supérieur à 40 p. 100 au bout de 15 jours ; exprimé en échelle probits, il évolue en fonction linéaire de la durée de séjour au froid (fig. 5 B).

Si l'on compare entre elles les données numériques relatives aux quatre stades embryonnaires, nous constatons des différences intéressantes. Alors que pour le stade D₂ (12 heures d'incubation), les points expérimentaux se répartissent également de part et d'autre de la courbe de référence, ceux-ci se situent presque tous au-dessous de la courbe pour le stade E₂ (16 heures d'incubation) et au-dessus pour les stades F₂ (24 h) et G₂ (48 h).

En d'autres termes, il apparaît que les effets différés du passage au froid sont en corrélation directe avec les effets immédiats sur la vitalité des œufs à savoir que plus un stade embryonnaire apparaît comme résistant au moment de l'éclosion, plus la mortalité sera faible au cours de son développement ultérieur. Dans les limites malheureusement restreintes de notre expérimentation, nous pouvons conclure que si l'œuf séjourne au froid dans des délais suffisamment brefs, en l'occurrence 5 à 6 jours (c'est-à-dire inférieurs ou au plus égaux à ceux correspondant à la DL 10 : fig. 2 A), on est encore assuré d'obtenir un taux de survie satisfaisant de la population jusqu'au stade imaginal (> 70 p. 100).

Il serait toutefois intéressant de vérifier si les adultes ainsi obtenus ont une fertilité et une fécondité normales.

CONCLUSION

En fonction du stade embryonnaire auquel elles sont appliquées, des températures inférieures au seuil de développement (+ 4,5°C et - 1°C) sont susceptibles d'avoir des effets létaux plus ou moins importants ; ceux-ci ne se manifestent pas seulement sur l'œuf mais se prolongent également au cours du développement post-embryonnaire.

Quelle que soit la température utilisée (+ 4,5°C ou - 1°C), le temps d'exposition pour obtenir une mortalité de 50 p. 100 au moment de l'éclosion (DL 50) est de 1,5 jours pour des œufs en phase de multiplication nucléaire (0 à 6 heures d'incubation initiale à 20°C) ; il s'accroît ensuite très rapidement jusqu'à la fin de la blastocinèse (96 heures) pour atteindre 22 jours puis diminue jusqu'au moment de l'éclosion où il s'établit à 8 jours.

Cette évolution de la résistance au froid n'est pas absolument régulière et, par exemple, une période très brève de relative sensibilité a pu être notée au moment

de l'enfoncement de l'embryon dans le vitellus (16 heures d'incubation à 20°C).

Si, à - 1°C, la mortalité commence à apparaître dans tous les lots après un temps de séjour au froid relativement court mais ensuite s'étend plus ou moins rapidement à l'ensemble de la population selon le stade embryonnaire, à + 4,5°C, l'accroissement du taux de mortalité en fonction du temps de séjour au froid est assez constant mais, par contre, cette mortalité se manifeste après des délais croissants en fonction de l'âge de l'embryon.

Lorsque l'on contrôle le taux de survie, à la mue imaginale, d'insectes issus d'œufs ayant été exposés au froid (+ 4,5°C), on enregistre un effet léthal différé qui résulte de deux actions complémentaires du traitement thermique. D'une part, *un effet de choc* qui, s'il ne se manifeste pas de façon significative jusqu'à l'éclosion, se traduit ultérieurement par une mortalité postembryonnaire d'environ 10 p. 100 dans tous les lots traités. D'autre part, *un effet de la durée* du séjour au froid qui, s'il reste tout d'abord négligeable ou nul pour de faibles temps d'exposition, s'accroît ensuite très rapidement ; comme le taux d'éclosion larvaire, le taux de survie imaginale semble varier en fonction du stade embryonnaire auquel le froid a été appliqué et il y a apparemment une corrélation étroite entre ces deux valeurs.

Dans les limites de cette expérimentation, il apparaît possible d'assurer la conservation des œufs d'*A. kühniella* sans altérer de façon sensible leur vitalité à condition de leur faire subir tout d'abord une incubation d'environ 96 heures à 20°C, puis de les placer à + 4,5°C pendant un laps de temps qui ne doit toutefois pas excéder une quinzaine de jours. Dans ces conditions, le pourcentage de mortalité à l'éclosion sera inférieur à 10 p. 100 et il sera ultérieurement possible d'obtenir un taux de survie satisfaisant jusqu'au stade imaginal.

Les résultats de cette étude ne se limitent pas à la mise au point d'une méthode de conservation, mais ont une portée écologique beaucoup plus large dans la mesure où ils confirment la fragilité de la notion de résistance au froid telle qu'elle est généralement admise et établie, à savoir l'existence d'une valeur constante pour la totalité d'un stade de développement déterminé.

Dans le cas d'*A. kühniella*, si la ponte se trouve soumise à une basse température (+ 4,5°C à - 1°C) dès son émission, ceci même pendant un laps de temps relativement court (3 à 4 jours), il y aura une mortalité d'environ 90 p. 100 dès l'éclosion, à laquelle il convient d'ajouter un déchet important au cours du développement postembryonnaire. Par contre, si la même ponte se trouve exposée à de telles conditions alors qu'elle est à mi-développement, la mortalité sera négligeable même si le temps d'exposition est nettement plus long.

Ainsi, selon qu'une population embryonnaire hivernante sera exposée au froid plus ou moins précocement, son taux de survie ultérieur peut osciller à la limite entre 0 et presque 100 p. 100. Ce qui est valable pour un insecte plus particulièrement inféodé aux denrées entreposées, l'est certainement pour diverses espèces de plein air et ne doit d'ailleurs pas se limiter à l'action de la température, mais s'étendre à d'autres composants physiques ou chimiques du milieu, notamment à l'humidité, aux pesticides dont la variabilité des effets en fonction de l'âge de l'œuf a d'ailleurs déjà été signalée (GAUMONT, 1950).

SUMMARY

VARIABILITY OF LETHAL
EFFECTS OF LOW TEMPERATURES ACCORDING TO STAGES
OF EMBRYONIC DEVELOPMENT OF MEDITERRANEAN FLOUR MOTH
(*ANAGASTA KUHNIELLA* ZELL., LEPID., PYRALIDAE)

According to the stage of incubation to which the eggs of *Anagasta kuhniella* are exposed to low temperatures below the development threshold, they show a remarkable difference in cold resistance. At two temperatures studied ($+4.5^{\circ}\text{C}$ and -1°C), the delay in survival varied identically in the similar manner : practically nil in the phase of nuclear multiplication, they grow afterwards till the end of blastokinesis then reduce progressively upto hatching. The lethal effect of cold storage is observed not only on embryo but can equally be exhibited on the subsequent stages.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARAMBOURG Y., 1967. *Chelonus eleaphilus* SILV. (Hym. Braconidae), parasite de *Prays oleae* (Lep. Hyponomeutidae), élevage, caractéristiques morphologiques et biologiques. *Ann. Soc. Ent. Fr.* (NS), **4** (2), 383-411.
- BILIOTTI E., DAUMAL J., 1969. Biologie de *Phanerotoma flavitestacea* FISCHER (Hym. Braconidae). Mise au point d'un élevage permanent en vue de la lutte biologique contre *Ectomyelois ceratoniae* ZELLER. *Ann. Zool. Ecol. anim.* **1** (4), 379-394.
- DAUMAL J., 1968. Méthode d'élevage de *Cardiasthetus nazarenus* REUTER (Hemipt. Anthocoridae) aux dépens des œufs d'*Anagasta kuhniella* Z. (Lepidopt. Pyralidae). *Ann. Epiphyties*, **19** (4), 721-726.
- DIDAY E., 1971. Une nouvelle méthode en classification automatique et en reconnaissance des formes. *Rev. Stat. Appl.*, **19**, 2.
- DIDAY E., 1972. Optimisation en classification automatique et reconnaissance des formes. *I. R. I. A.*, note scient. n° 6, 40 p.
- CLINE L. D., 1970. Indian Meal Moth egg hatch and subsequent larval survival after short exposures to low temperatures. *J. Econ. Ent.*, **63** (4), 1081-1083.
- GAUMONT R., 1950. Études embryologiques sur l'œuf de Cheimatobie *Operophtera brumata* L. (Lepidopt. Geometridae). *Ann. des Epiphyties*, **1**, 253-306.
- GEISTHARDT G., 1937. Über die ökologische Valenz zweier Wanzenarten mit verschiedenem Verbreitungsgebiet. *Z. Parasitenk.*, **9**, 151-202.
- HAWLITZKY N., 1972. Mode de pénétration d'un parasite ovo-larvaire *Phanerotoma flavitestacea* FISCH. (Hym. Braconidae) dans son hôte embryonnaire *Anagasta kuhniella* ZELL. (Lep. Pyralidae). *Entomophaga*, **17** (4), 375-389.
- IPERTI G., BRUN J., DAUMAL J., 1972. Possibilité de multiplication des coccinelles coccidiphages et aphidiphages (Coleopt., Coccinellidae) à l'aide d'œuf d'*Anagasta kuhniella* Z. (Lepidopt. Pyralidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **4** (4), 555-567.
- IPERTI G., TREPANIER-BLAIS N., 1972. Valeur alimentaire des œufs d'*Anagasta kuhniella* Z. (Lepidopt. Pyralidae) pour une Coccinelle aphidiphage : *Adonia 11 notata* SCHN. (Coleopt. Coccinellidae). *Entomophaga*, **17** (4), 437-441.
- JOHNSON C. C., 1940. Development, hatching and mortality of the eggs of *Cimex lectularius* L. (Hemiptera) in relation to climate with observation on the effects of preconditioning to temperature. *Parasitology*, **32**, 127-173.
- KUZNETSOVA I., 1970. A study of the possibility of storage of the eggs of *Chrysopa carnea* STEPH. (Neuroptera, Chrysopidae) under low temperatures. *Zool. J.*, **49** (10), 1505-1513.
- LEBART L., FENELON J. P., 1971. Statistique et informatique appliquées. Dunod, Paris, 426 p.
- LINDSAY I. S., 1954. Influence of temperature on embryonic development of the Pale Western Cutworm *Agrotis orthogonia* MORR. (Lepidopt. Phalaenidae). *Canad. Entomol.*, **86**, 557-561.
- LYON J. P., 1968. Contribution à l'étude biologique de *Xanthandrus comtus* HARR. (Diptera, Syrphidae). *Ann. Epiphyties*, **19** (4), 683-693.
- NAGEL R. H., SHEPARD H. H., 1934. The lethal effect of low temperatures on the various stages of the flour confused beetle. *J. Agric. Research*, **48** (11), 1009-1016.

- OMORI N., 1938. Experimental studies on the influence of low temperatures upon the common bed-bug (*Cimex lectularius* ERMAEUS). First report on the influence of a temperature of 0°C. *J. med. Ass. Formosa*, **37**, 1081-1103.
- SAFAVI M., 1958. Études biologiques et écologiques des Hyménoptères parasites des œufs des punaises des céréales. *Entomophaga*, **13** (5), 381-495.
- SALT R. W., 1936. Studies on the freezing process in Insects. *Univ. of Minnesota, Techn. Bul.*, 116.
- SEHL A., 1931. Furchung und Bildung der Keimanlage bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* ZELL. nebst einer allgemeinen Übersicht über den Verlauf der Embryonalentwicklung. *Z. Morph. Okol. Tiere*, **20** (2), 533-598.
- WATTERS F. L., 1966. The effects of short exposures to subthreshold temperatures on subsequent hatching and development of eggs of *Tribolium confusum* DUVAL (Coleoptera, Tenebrionidae). *J. stored Prod. Res.*, **2**, 81-90.
-

**SUR L'ALIMENTATION POLLINIQUE
D'UN ANTHOCORIDE PRÉDATEUR
ORIUS (HETERORIUS) VICINUS RIB. (HÉMIPTÈRE)**

G. FAUVEL

avec la collaboration technique de D. COTTON

*Laboratoire de Recherches de la Chaire
d'Écologie animale et de Zoologie agricole, I. N. R. A.,
École nationale supérieure agronomique,
34060 Montpellier*

RÉSUMÉ

Orius vicinus est fortement attiré par les fleurs de Rosacées fruitières au printemps. Son développement et sa fécondité sur alimentation pollinique ont été suivis expérimentalement.

Les larves peuvent se développer sur de nombreux pollens notamment celui des Rosacées fruitières, mais elles donnent des adultes de taille réduite présentant souvent des malformations et les femelles n'ont qu'une faible fécondité si on les maintient sur cette nourriture. Cependant si elles reçoivent une alimentation animale au stade adulte, elles se reproduisent normalement.

O. vicinus est donc nettement prédateur et l'alimentation pollinique ne doit jouer qu'un rôle limité dans sa biologie.

INTRODUCTION

Depuis longtemps on a remarqué que des insectes au régime en apparence nettement carnassier piquaient le végétal sur lequel ils se trouvaient, parfois de façon prolongée. Certains observateurs ont pensé qu'ils prélevaient surtout de l'eau ou bien qu'ils suçaient des proies invisibles mais les travaux qui se sont multipliés depuis quelques années sur le régime des auxiliaires insectes ou acariens obligent à constater que la polyphagie des prédateurs est beaucoup plus grande qu'il ne semble au premier abord. Cependant les résultats sont très variables autant en fonction de l'espèce étudiée que de la plante ou de l'organe (feuille, fleur, fruits ou graines) testés.

Ainsi connaît-on beaucoup d'espèces prédatrices appartenant aux acariens phytoséides et qui allient l'alimentation végétale à une zoophagie plus ou moins importante (CHANT, 1959, 1965). S'ils ne paraissent tirer qu'une quantité limitée de nourriture à partir du suc cellulaire, leur survie sur la feuille seule n'étant guère supérieure à celle que l'on observe avec de l'eau pure, par contre ils se nourrissent plus ou moins bien de différents pollens qui sont parfois même préférés aux proies animales (DOSSE, 1961 ; McMURTRY et SCRIVEN, 1964 *a* et *b* ; McMURTRY et JOHNSON, 1965 ; ELBADRY et ELBENHAWY, 1968 *b*).

Des observations semblables ont pu être faites dans le cas des coccinelles. Certaines espèces se montrent fortement attirées par la floraison de plantes déterminées et le pollen peut alors devenir leur alimentation principale (SMITH, 1966, 1971). Pour d'autres au contraire, cette nourriture ne joue qu'un rôle insignifiant.

Parmi les Hétéroptères, on a constaté de même que certains lygéides et nabides dont le régime semblait principalement zoophage, suçaient de façon non négligeable la sève de la plante (SWEET, 1960 ; RIDGWAY et JONES, 1968 ; KOSCHEL, 1971) et certains organes végétaux autorisaient même le développement larvaire complet de divers *Geocoris* quoique plus lentement qu'avec les proies habituelles (STONER, 1970). Par contre les Nabides ne se développent pas avec une nourriture purement végétale (KOSCHEL, 1971 ; STONER, 1972). Dans les deux cas le pollen de pissenlit a assuré une survie assez longue des animaux.

Dans le même ordre, les Mirides présentent une grande diversité d'alimentation allant d'une phytophagie dominante à une zoophagie stricte. On peut trouver de nombreux exemples d'espèces où les deux possibilités sont utilisées selon les circonstances : KULLENBERG (1944), COLLYER (1953), COUTURIER (1972). On constate là aussi, que même celles qui sont nettement carnassières sucent la plante mais n'en vivent pas comme par exemple *Psallus ambiguus* FALL. (NIEMCZYK, 1968).

Les Anthocorides, famille voisine de la précédente, comprennent presque uniquement des espèces prédatrices (CARAYON et STEFFAN, 1959 ; PERICART, 1972). Parmi eux, les *Anthocorinae* fréquentent particulièrement les parties vivantes des végétaux et, notamment, les fleurs. Ainsi les châtons des saules exercent au printemps une attraction marquée et bien connue pour divers *Anthocoris* tandis que différentes plantes paraissent attirer les *Orius* de façon semblable.

Dans la publication citée plus haut, CARAYON et STEFFAN ont présenté une revue détaillée des connaissances acquises sur le régime de ces insectes. En même temps qu'ils indiquaient que de nombreuses espèces se nourrissent probablement dans une certaine mesure à partir du végétal, ils démontraient l'existence d'un cas extrême de phytophagie stricte chez *Orius pallidicornis* REUTER qui s'alimente exclusivement du pollen de la cucurbitacée sauvage *Ecballium elaterium* RICH. Aux États-Unis d'Amérique, DICKE et JARVIS (1962) ont observé que les épillets de maïs sont très recherchés par *Orius insidiosus* SAY, au moment de la floraison et que la population de cet anthocoride connu pour son activité prédatrice, s'accroît particulièrement durant cette période, tandis que le pourcentage d'animaux observés en train de sucer une proie diminue.

Pour notre part nous avons remarqué qu'*Orius vicinus* RIB. que nous rencontrons dans les vergers de l'E. N. S. A. durant toute la belle saison sur les pommiers infestés par *Panonychus ulmi* KOCH, et dont le régime est nettement prédateur, est présent en grande abondance dans les fleurs de Rosacées fruitières (pruniers, pommiers) dès le

début de leur floraison. Il s'agit alors de femelles adultes sortant d'hibernation et des larves de 1^{re} génération. Il nous a paru intéressant de voir quelle importance pouvait avoir une alimentation végétale stricte et en particulier le pollen dans la biologie de cet insecte.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les élevages ont été conduits individuellement sur disques de feuilles maintenus en survie sur coton humide et recouverts d'une cellule fermée par du voile pour empêcher l'évasion des animaux (FAUVEL 1971).

Les expériences sont faites en salle climatisée avec les caractéristiques suivantes :

- température : $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$;
- humidité relative : $75 \text{ p. } 100 \pm 5 \text{ p. } 100$;
- éclairement : jour long (17 h) apporté par tubes fluorescents.

Les témoins sont constitués par des animaux de génération correspondante à ceux élevés sur alimentation végétale, et nourris avec des œufs d'*Anagasta kuehniella* Z., nourriture proposée pour un autre anthocoride par M^{lle} DAUMAL (1968) et qui s'est révélée également excellente dans notre cas.

RÉSULTATS

1. — Rôle d'organes foliaires de la plante dans l'alimentation d'*Orius vicinus*

Comme de nombreux auteurs l'on fait sur d'autres espèces, nous avons pu observer parfois l'insecte piquant les nervures ou le limbe de la feuille sur laquelle il se trouve.

Bien que ce comportement nous ait paru, dans la plupart des cas, correspondre à un état pathologique ou suivre une prise de nourriture animale, il était nécessaire de tester le degré de phytophagie d'*O. vicinus*.

L'expérience a été faite avec des feuilles de diverses plantes : haricot, maïs, datura. Les résultats sont indiqués dans le tableau 1.

TABLEAU I

Durée de vie des larves au 1^{er} stade d'Orius vicinus placées sur disque de feuille ou de polyéthylène et nourries ou non de pollen d'abeille

Support	Alimentation	Nombre de larves au début de l'expérience	Nombre de larves ayant dépassé le 1 ^{er} stade	Stade atteint	Durée de vie
Disque de feuille	0	14	0		moins de 3 j (moy. 48 h)
Disque polyéthylène	0	14	0		<i>id.</i>
Disque polyéthylène	Pollen abeille	10	3	II-III	jusqu'à 23 j
Disque de feuille	Pollen abeille	10	4	II-III	jusqu'à 25 j

TABLEAU 2

*Influence comparée de différents pollens et de proies animales
sur le développement d'O. vicinus*

Génération	Alimentation Pollen (P) Étamines (E) ou Fleur complète (F)	Nombre de larves mises en élevage	Nombre d'adultes obtenus	Durée moyenne de développement et intervalle de confiance (jours) P = 5 p. 100
<i>Rosacées</i>				
F 1	Pêcher (E)	6	6	12,8 ± 0,9
	Cerisier (E)	6	6	12,8 ± 1,0
	Pommier (E)	6	3	15,3 ± 0,7
F 4	Prunier-Cerisier (E).....	7	4	16,2 ± 2,8
F 6	Pommier (E)	7	7	15,4 ± 0,6
F 9	Pommier (E)	8	7	15,4 ± 1,02
<i>Cucurbitacées</i>				
F 1	Citrouille (P)	7	3	19
F 6	Melon (F)	16	16	15,4 ± 1,03
<i>Crucifères</i>				
F 5	Chou (F)	3	3	14,5 ± 0,5
	Navet (F)	4	1	20
<i>Divers</i>				
F 1	Liseron (F)	3	2	18
	Molène (P)	4	3	17,6
F 2	Molène (F)	5	1	24
	Datura (E)	11	10	16,5 ± 0,75
	Mercuriale (P)	6	0	17*
F 4	Mercuriale (P)	4	0	40*
<i>Témoins</i>				
F 1	<i>Myzus persicae</i>	9	9	16,7 ± 0,5
	<i>Panonychus ulmi</i>	6	6	15,0 ± 0,6
F 6	<i>Myzus persicae</i>	4	4	18,8 ± 2,8
F 1	<i>Anagasta kuehniella</i> (œufs) ..	7	7	15,8 ± 2,0

* Mort des larves au 5^e stade.

Nota : Les générations sont désignées par Fn, la F 1 étant celle issue en salle climatisée des pontes de femelles prélevées à l'extérieur, le numéro de celles élevées sur pollen correspondant à celles qui sont maintenues sur alimentation animale.

En l'absence de nourriture, les larves meurent et se dessèchent sur le disque mais généralement ne se noient pas.

Les essais utilisant les pelotes de pollen récolté par les abeilles sont gênés par le fait qu'elles deviennent rapidement déliquescentes. La gouttelette qui en résulte a pu être la cause de la mort d'un certain nombre de larves retrouvées noyées. Cependant la lenteur de l'évolution des larves ayant survécu et leur petite taille par rapport aux témoins montrent la faible valeur alimentaire de ce produit.

Il apparaît donc qu'*Orius vicinus* ne tire pas d'éléments nutritifs de la feuille. Par contre, il est capable de survivre et de se développer jusqu'à un certain point en se nourrissant de pollen seul. Les inconvénients indiqués plus haut et le fait que la composition des pelotes est très complexe et non définie, nous ont incités à poursuivre ces expériences avec du pollen frais et des fleurs entières ou des étamines de diverses plantes.

2. — Alimentation sur fleurs ou pollen

Nos essais ont porté sur des Rosacées fruitières : Pommier (*Malus pumilla* MILLER), Pêcher (*Prunus persica* L.), Prunier (*P. domestica* L.), Cerisier (*P. cerasus* L.) ; Crucifères : Chou (*Brassica oleracea* L.), Navet (*B. napus* L.) ; Cucurbitacées : Concombre sauvage (*Ecballium elaterium* RICH), Citrouille (*Cucurbita pepo* L.), Melon (*C. melo* L.) et plantes diverses : Maïs (*Zea mays* L.), Molène (*Verbascum thapsus* L.), Datura (*D. stramonium* L.), Mercuriale (*Mercurialis annua* L.), Liseron des champs (*Convolvulus arvensis* L.).

Les résultats sont rassemblés dans le tableau 2.

On voit que les durées de développement sont, dans l'ensemble, très comparables à celles que l'on obtient avec l'alimentation animale.

Il est intéressant de remarquer que le pollen des Rosacées fruitières en particulier paraît constituer une alimentation convenable, mais on peut observer que d'autres fleurs permettent aussi à l'insecte d'atteindre le stade imaginal. Nous avons noté cependant, que la taille des adultes obtenus est petite en règle générale, la réduction atteignant souvent 10 p. 100 par rapport aux témoins élevés sur proies animales. De nombreuses malformations (pertes de segments antennaires, mauvais étalement des ailes) et souvent un défaut de pigmentation apparaissent en plus.

Quelques pollens n'ont pas permis le développement des larves. Parmi eux, celui de mercuriale a allongé considérablement la durée du 4^e stade. Les larves sont mortes ainsi au bout de 30 ou 40 jours, alors qu'elles étaient au 5^e stade. Sur celui de Maïs le 2^e stade n'a pas été dépassé. Enfin les fleurs de clématite (*Clematis flammula* L.), les anthères de concombre sauvage (*E. elaterium*) et de rosier (*Rosa* sp.) n'ont pas permis d'aller au-delà du 1^{er} stade.

3. — Influence de l'alimentation pollinique sur la durée de la vie imaginale et la reproduction

On observe, pour l'une et l'autre, une très forte diminution par rapport aux valeurs obtenues avec alimentation animale (tabl. 3).

Les mâles sont morts rapidement, de même que les femelles, alors que dans la plupart de nos élevages sur pucerons ou acarions, les durées de vie imaginale sont de 15 jours pour les premiers et 30 jours pour l'autre sexe, et qu'avec les œufs d'*A. kuehniella* on obtient des longévités encore plus grandes.

Sur pollen on remarque en outre une forte réduction de la fécondité journalière (1 œuf/femelle/jour en général).

L'éclosion des œufs a été variable. Certaines pontes ont éclos en totalité. Dans

TABLEAU 3

Influence du pollen sur la vie imaginale et la reproduction d'Orius vicinus

Génération	Alimentation larvaire	Nombre de femelles obtenues	Durée de vie imaginale (j)		Fécondité		
			totale	moyenne	totale	moyenne	journalière moyenne
F 1	Cerisier : Pollen	2	8-16	12	6-16	11	1,0
	Pommier : Pollen	3	2	1,3	0		
	Prunier Cerisier : Pollen	1	2		0		
F 6	Pommier : Pollen	2	6	3,0	0		
F 1	Citrouille : Pollen	1	18		14		1,2
F 5	Fleur de Chou	1	5		0		
F 1	Molène : Pollen	1	15		39		2

TABLEAU 4

Action de l'alimentation animale (œufs d'A. kuehniella) au stade adulte sur les femelles d'O. vicinus élevées sur pollen aux stades larvaires

Génération	Alimentation larvaire	Nombre de femelles obtenues	Durée de vie imaginale (j)		Fécondité		
			totale	moyenne	totale	moyenne	journalière moyenne
F 5	Pollen Melon	1	84		178		4,6
F 6	<i>id.</i>	6	45-109	75	15-299	209,8	5,7
F 9	Pollen Pommier	3	38-70	50	242	187,6	5,2
					65 256		
F 29-2	Pollen Courge	2	10-45	27	10-105	57	4,7
F 5	Oeufs d' <i>Anagasta</i>	6	30-89	57	25-315	198,8	7
F 9	<i>id.</i>	6	21-65	46	73-114	99	4
F 29-1	<i>id.</i>	8	12-53	41	12-242	146	5,8

d'autres, au contraire, les larves après avoir fait sauter l'opercule de l'œuf, ne se sont pas dégagées et sont mortes peu après. Cependant, même les larves normalement écloses n'ont pu se développer sur pollen.

4. — *Fécondité des femelles élevées sur pollen durant la vie larvaire et sur œufs d'A. kuehniella au stade adulte*

Nous avons vu que le fait de maintenir les femelles sur pollen ne leur permettait qu'une fécondité très réduite. Il était donc intéressant d'étudier l'influence d'une nourriture animale sur des femelles issues de larves élevées sur pollen afin de voir si l'insuffisance de l'alimentation larvaire entraînait une diminution importante de leurs aptitudes à la ponte. Nous avons obtenu les résultats indiqués dans le tableau 4.

Si l'on compare ces valeurs aux chiffres obtenus dans les générations correspondantes maintenues continuellement sur nourriture animale, et indiqués au bas du tableau, on ne constate pas d'influence particulière de l'alimentation pollinique sur la fécondité et la durée de vie des adultes.

Donc, l'élevage sur pollen permet le développement des ovaires, mais c'est surtout la nourriture reçue au stade imaginal qui détermine la fécondité.

5. — *Évolution de la génération issue d'animaux élevés sur pollen au stade larvaire*

Nous avons procédé à cette expérience avec la F 30-2 issue de la F 29-2 élevée au stade larvaire sur pollen de citrouille et au stade adulte sur œufs d'A. *kuehniella*. La durée du développement a été identique dans les deux cas, et les caractéristiques des femelles adultes indiquées dans le tableau 5 montrent peu de différences.

TABLEAU 5

Caractéristiques imaginales comparées de la F 30-2 issue de la F 29-2 élevée sur pollen au stade larvaire et de la F 30-1, génération témoin, toutes deux nourries au stade adulte avec les œufs d'Anagasta kuehniella

Générations	Alimentation	Nombre de ♀ obtenues	Durée de vie imaginale (jours)		Fécondité		
			(variabilité)	moyenne	(variabilité)	moyenne	journalière moyenne
F 30-2	œufs d'A. <i>kuehniella</i>	3	11-52	44	21-306	163	4,8
F 30-1	<i>id.</i>	7	19-60	36	58-256	153	6,5

Par rapport à la génération précédente (F 29-2) nourrie au stade larvaire sur pollen, on constate seulement une nette remontée de la fécondité de la F 30-2.

DISCUSSION

Les résultats de nos expériences montrent que l'alimentation végétale ne joue qu'un rôle restreint dans le régime d'O. *vicinus*. Nous pouvons les comparer à ceux obtenus par d'autres auteurs chez les différents insectes ou acariens prédateurs et

nous examinerons successivement les points suivants : effet de la phytophagie stricte sur leur survie, intérêt du pollen comme source d'alimentation et causes possibles des différences de valeur alimentaire constatées.

1. — *Phytophagie stricte*

De la même façon que HILL (1965) l'avait indiqué pour *Anthocoris confusus* L., *O. vicinus* peut piquer la feuille mais il ne survit pratiquement pas sans autre nourriture. Les essais d'ASKARI et STERN (1972) montrent également qu'*Orius tristicolor* SAY, ne tire pas de nourriture de la sève de la plante.

Par conséquent, on peut penser que ce comportement observé de temps à autre représente comme pour d'autres insectes essentiellement une simple absorption d'eau. (NIEMCZYK, 1966 ; HODEK, 1967 ; RIDGWAY et JONES, 1968 ; STONER, 1972).

Il semble qu'il en soit de même pour les *Nabis* (Hémiptères) dont on a montré qu'ils sucent la sève des plantes mais dont les larves ne se développent pas avec une nourriture faite seulement de feuilles ou de graines (DUNBAR et BACON, 1972).

Remarquons cependant que pour d'autres prédateurs, la situation est très différente et que les fruits peuvent avoir une valeur nutritive supérieure au feuillage. Ainsi STONER (1970) a constaté que les larves de *Geocoris punctipes* SAY. (Hémipt., Lygèide) peuvent accomplir une partie ou la totalité de leur développement avec une alimentation purement végétale. Les adultes survivent aussi un peu plus longtemps sur les feuilles de coton que sur eau pure et leur longévité peut être assez considérable sur graines de tournesol.

Nous avons mentionné dans l'introduction que le régime alimentaire de différentes espèces de Mirides pouvait faire appel à la fois au végétal et aux proies tantôt en complément tantôt en remplacement. Ainsi *Malacocoris chlorizans* PANZ, quoique foncièrement prédateur peut vivre uniquement en suçant la plante (COLLYER, 1953) et *Campylomma verbasici* MEYER DÜRR, assez polyphage et qui attaque volontiers acariens et psylles, dans certains cas et pour des raisons mal connues s'est montré nuisible aux pommes (LORD, 1971).

CHANT (1959) observait que les larves de divers *Typhlodromus* (Acariens, Phytoseides) ne se développent pas sur feuille de pommier sans autre nourriture. Mais les adultes survivent plus longtemps dans ces conditions que sur eau pure. Il semble donc que les imagos peuvent en tirer des substances nutritives contrairement aux larves.

D'après tous ces exemples on voit que, selon les cas, on a des variations importantes des besoins et des possibilités qu'ont les prédateurs de se nourrir directement de la sève de la plante, mais que pour *Orius vicinus* comme pour d'autres anthocorides et pour les nabides cette source d'alimentation paraît négligeable.

2. — *Polliniphagie*

La possibilité de développement mais la grande réduction de la fécondité d'*O. vicinus* élevé uniquement sur pollen, est comparable à ce que l'on a observé chez d'autres prédateurs.

Dans le cas des coccinelles, SMITH (1960, 1966) a montré que l'alimentation pollinique entraîne souvent un ralentissement du développement, une diminution de la

taille des adultes et une baisse marquée de leur taux de survie par rapport aux proies animales. Les effets sont toutefois moins sensibles pour les espèces polyphages comme *Coleomegilla maculata* DE GEER que pour celles qui sont plus nettement inféodées aux pucerons (*Hippodamia* sp.).

Chez les Hétéroptères, diverses indications permettent de penser que des anthorides *Anthocorinae* peuvent vivre sur pollen seul de diverses plantes. Elles ont été rappelées dans l'introduction et nous n'y reviendrons pas.

L'importance de cette alimentation dans le régime des Mirides ne semble pas avoir fait l'objet d'études.

STONER (1972) constate que les *Nabis* survivent plus longtemps sur pollen de *Taraxacum officinale* WEBER que sur différentes feuilles mais que les larves ne se développent pas. Le *lyg* *ide* *G. punctipes* se comporte un peu de la même manière (STONER, 1970).

Dans ces deux derniers cas on a affaire à des espèces foncièrement prédatrices.

Des observations plus nombreuses ont été faites chez les acariens Phytos *ides* et les résultats apparaissent variés. La fécondité et la longévité au stade adulte en particulier ont été suivies. La plupart des essais n'ont eu qu'une durée limitée, dépassant rarement la génération soumise à l'expérience. Aussi les conclusions que l'on peut en tirer doivent-elles être considérées comme provisoires d'autant qu'elles concernent une grande variété d'alimentations et que les préférences alimentaires des différentes espèces ne sont pas toujours bien connues.

D'après l'effet global constaté, on peut distinguer très schématiquement deux groupes.

Dans le 1^{er}, les pollens tels ceux de l'avocatier (*Persea americana* MILLER) de ricin (*Ricinus communis* L.) de maïs ou de mésembryanthème (*Carpobrotus edulis* L.) permettent un développement et une fécondité égaux ou supérieurs à ceux que l'on obtient avec l'alimentation animale. C'est le cas de nombreux *Amblyseius* comme *A. chilensis* DOSSE (SWIRSKI *et al.*, 1970). *A. gossipi* ELBADRY (ELBADRY et ELBENHAWY, 1968 a), *A. hibisci* CHANT (CHANT et FLESCHNER, 1960 ; McMURTRY et SCRIVEN, 1964 b), *A. limonicus* GAR et MC GR. (McMURTRY et SCRIVEN, 1965 ; SWIRSKI et DORZIA, 1968), *A. rubini* SWIRSKI et AMITAI et *A. swirskii* A. H. (SWIRSKI *et al.*, 1967 a), *A. largoensis* MUMA (KAMBUROV, 1971) et de *Typhlodromus* tels que *T. athiasae* P et S (SWIRSKI *et al.*, 1967 b).

Dans le 2^e groupe, l'alimentation pollinique conduit à des résultats inférieurs à ceux observés avec régime prédateur.

On peut y placer plusieurs *Typhlodromus* : *T. pyri* SCHEUT. (DOSSE, 1961 ; ZAHER et SHEHATA, 1971), *T. rickeri* CHANT (McMURTRY et SCRIVEN, 1964 a), *T. occidentalis* NESBITT (SWIRSKI et DORZIA, 1969), *T. mc gregori* CHANT (CROFT et JORGENSEN, 1969), et *Amblyseius umbraticus* CHANT (KNISLEY et SWIFT, 1971).

Bien que cette classification soit très simplifiée, on peut penser que, comme dans le cas des coccinelles, ces différences de réaction à l'alimentation pollinique reflètent le degré de polyphagie des diverses espèces.

Ainsi celles du 2^e groupe dépendraient plus étroitement de l'alimentation animale en particulier pour leur reproduction (CHANT, 1959 ; McMURTRY et SCRIVEN, 1964 a, et ref. cit. in SHAW *et al.*, 1967 ; HOYT, 1969) et l'effet dépressif du pollen sur leur fécondité serait comparable à ce que l'on observe chez les coccinelles.

Orius vicinus apparaît donc comme une espèce nettement prédatrice.

On peut remarquer que dans l'ensemble le pollen présente une valeur nutritive supérieure au reste de la plante à l'exception des graines dans certains cas. Ceci s'explique en partie par le fait qu'il apparaît bien pourvu en protides et glucides, riche en vitamines, stérols, hormones (HÜGEL, 1962 ; BARBIER, 1966 ; PAIN et MAUGENET, 1966). Cependant nos observations comme la plupart des travaux publiés montrent de grandes différences dans le développement des insectes ou acariens qui en sont nourris, selon l'espèce botanique dont il provient.

3. — Différences de valeur alimentaire des pollens

La forme de présentation du pollen peut avoir une certaine importance quant à son influence sur le développement ou la ponte du prédateur. En fait il y a peu d'exemples d'études où cet aspect de la question ait été approfondi :

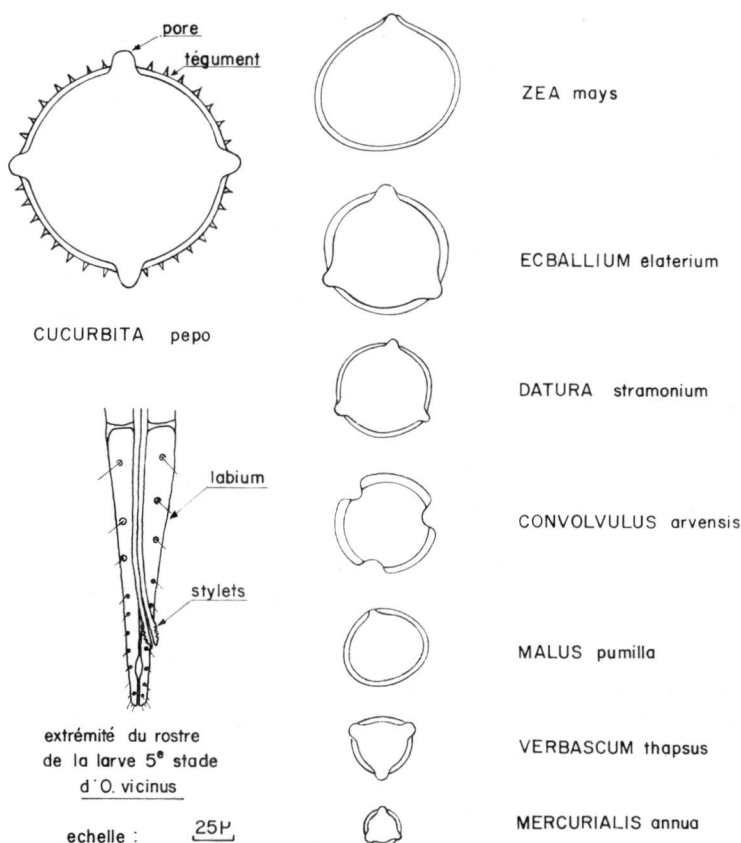


FIG. 1. — Forme et taille respectives de quelques grains de pollen et de l'extrémité du rostre de la larve de 5^e stade d'*Orius vicinus*

DOSSE (1961) indique que le pollen de pommier détaché des anthères et saupoudré sur la feuille ne permettait pas une alimentation correcte de *Typhlodromus pyri*.

Pour les insectes à pièces buccales broyeuses, ce problème ne semble pas se poser : Ainsi, chez les coccinelles, SMITH (1960) ne trouve pas de différences dans les durées

de développement de *Coleomegilla maculata lengi* sur pollens séchés de bouleau (*Betula populifolia* MARSH) ou de charme (*Carpinus caroliniana* WALT) et sur aphides en poudre.

Par contre, le pourcentage de larves terminant leur développement est beaucoup plus faible avec ceux de maïs et de chanvre (*Cannabis sativa* L.) et le pollen de pin (*Pinus resinosa* SOLAND) ne permet pas d'aller au-delà du 3^e stade.

On peut ajouter que le pollen de maïs est également défavorable pour *Hippodamia convergens* GUERIN-MENEVILLE (EWERT et CHIANG, 1966) et que fréquemment ceux de cotonnier et citrus conviennent mal aux acariens Phytoséiides prédateurs contrairement au pollen de mésembryanthème (*Carpobrotus* sp.).

ZAHER *et al.* (1969) attribuent les différences constatées dans le développement de *Phytoseius plumifer* C. et F., à des caractères de la surface du grain de pollen. Celui du palmier dattier, lisse et de petite taille, serait plus favorable que celui, gros et épineux, du cotonnier.

Nous avons comparé la morphologie de ceux que nous avons testés et leur taille par rapport à celle du rostre d'*O. vicinus* (fig. 1). Il ne semble pas que l'une ou l'autre soit déterminante sauf quand ils sont très petits comme c'est le cas avec la mercuriale.

Le pollen de Citrouille était le plus gros dans nos essais et a conduit à des résultats convenables. Celui de maïs qui se place juste après par la grosseur et dont la surface du grain est lisse, se montre au contraire très défavorable. D'autres caractères doivent donc intervenir et, en premier lieu, il était important de savoir si la consommation était identique dans chaque cas.

Dans ce but, nous avons étalé du pollen laissé 48 heures à la disposition des larves, dans du liquide de Maneval (fuchsine à 1 p. 100 dans le lactophénol d'Amann) : les grains vidés apparaissent alors pâles et ratatinés au lieu d'être fortement colorés et ronds et on peut en calculer le pourcentage approximatif à l'aide d'un réseau de Bazin.

Nous avons trouvé une différence significative entre les pollens de maïs (moins de 1 p. 100) et des autres plantes (Citrouille 15 à 20 p. 100, Pommier 10 p. 100).

Il semble donc que celui du maïs ne soit pas accepté par les larves d'*O. vicinus* de la même façon que SMITH (1960) l'avait observé pour la coccinelle *C. maculata* à l'égard du pollen d'*Ambrosia artemisiaefolia* L.

Pourtant les analyses montrent qu'il est relativement bien pourvu en protides et glucides par rapport à d'autres (NIELSEN in HUGEL, 1962) et certains acariens ou insectes s'en nourrissent fort bien. On peut donc supposer que d'autres caractères ou substances interviennent pour limiter sa consommation par *O. vicinus*.

Des recherches sur ces facteurs du comportement seraient sans doute très instructives.

CONCLUSIONS

Les observations que nous avons rapportées constituent un exemple de plus montrant que les prédateurs peuvent tirer leur subsistance du végétal dans certaines conditions. Cependant *O. vicinus* réagit à la façon des espèces liées plus étroitement à un régime zoophage : sur pollen, les larves peuvent se développer mais la taille des adultes obtenus est réduite dans tous les cas d'au moins 10 p. 100. En outre des mal-

formations se produisent à la mue. La reproduction est diminuée également ainsi que la durée de vie imaginale. Il se distinguerait donc assez nettement d'*Orius insidiosus* à ce point de vue et l'on voit que le pollen se semble pas jouer un grand rôle dans la physiologie de son développement et de sa reproduction.

Par contre, l'attraction exercée par les fleurs sur *Orius vicinus* fera du pollen un facteur important du comportement de cette espèce. En effet une reconnaissance gustative de celui-ci pourra guider son choix de la plante-hôte (FAUVEL, 1972) et d'autre part il fournira éventuellement une première alimentation aux femelles sortant d'hibernation ce qui leur permettra de pondre alors que les proies animales sont rares.

Nos résultats ont montré que celui du pommier en particulier est susceptible d'assurer le développement des larves issues de ces premiers œufs.

Mais d'un autre côté, il est très probable que cette même attractivité du pollen est susceptible de détourner le prédateur de son activité principale lorsque des pullulations précoces se produisent.

On voit ainsi que l'étude d'une alimentation particulière pour une espèce prédatrice ne doit pas se limiter au seul effet qu'elle peut avoir sur le maintien de l'espèce mais s'orienter vers les conséquences qu'elle a sur son comportement car elles conditionnent largement une utilisation pratique éventuelle.

Reçu pour publication en janvier 1974.

SUMMARY

ROLE OF POLLEN FOOD FOR A PREDATORY ANTHOCORID *ORIUS (HETERORIUS) VICINUS* RIB. (HEMIPTERA)

Orius vicinus is a predatory species which attacks aphids and mites especially *Panonychus ulmi* KOCH on apple trees in an orchard of the National School of Agriculture at Montpellier (France).

As in Spring it appears in large numbers on various rosaceae at the flowering period, studies have been undertaken to see what kind of influence pollen food exerts on the biology of this insect.

Tests realised with leaf-disc technique in a conditioned room, show that larval development is possible but adult's size is usually diminished by at least 10 p. 100 and morphological abnormalities appear. Fecundity and imaginal life are also reduced.

These characteristics are restored when insects are returned to their normal diet.

Comparisons with results published for coccinellid beetles, various predaceous bugs or phyto-seiid mites point out that *O. vicinus* behaves like those more linked to animal food. So pollen has not a great importance in the physiology of its development and reproduction but is certainly an important factor of its comportement. It may provide a first food for hibernating females that resume their activity and for larvae of first generation but it can probably also divert the predator from its beneficial action on early outbreaks of mites.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ASKARI A., STERN V. M., 1972. Biology and feeding habits of *Orius tricolor* (Hemiptera: Anthocoridae). *Ann. ent. Soc. Amer.*, **65**, 96-100.
BARBIER M., 1966. Le 24-méthylène cholestérol (ergosta 5,24 (28) diene 3 β -ol). *Ann. Abeille*, **9**, 243-9.

- CARAYON J., STEFFAN J. R., 1959. Observations sur le régime alimentaire des *Orius* et particulièrement d'*Orius pallidicornis* REUTER (Heteroptera, Anthocoridae). *Cahiers des Naturalistes, Bull. N. P.*, n. s., **15**, 53-63.
- CHANT D. A., 1959. Phytoseiid mites (Acarina : Phytoseiidae) Part I : Bionomics of seven species in Southeastern England. Part II : A taxonomic review of the family Phytoseiidae with descriptions of 38 new species. *Can. Ent.*, **91**, suppl. 12, 1-164.
- CHANT D. A., 1965. The identity and distribution of species of *Phytoseius* Ribaga (Acarina : Phytoseiidae) in Canada. *Can. Ent.*, **97**, 897-909.
- CHANT D. A., FLEISCHNER C. A., 1960. Some observations on the ecology of phytoseiid mites (Acarina : Phytoseiidae) in California. *Entomophaga*, **5**, 131-139.
- COLLYER E., 1953. Biology of some predatory insects and mites associated with the fruit tree red spider mite (*Metatetranychus ulmi* KOCH.) in South Eastern England II. Some important predators of the mite. III. Further predators of the mite. *J. hort. Sci.*, **28**, 85-97, 98-113.
- COUTURIER G., 1972. Contribution à l'étude du peuplement en Hétéroptères dans un « verger naturel » de la région parisienne. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **77**, 201-207.
- CROFT B. A., JORGENSEN C. D., 1969. Life history of *Typhlodromus mc gregori* (Acarina : Phytoseiidae) *Ann. ent. Soc. Amer.*, **62**, 1261-1267.
- DAUMAL J., 1968. Méthode d'élevage de *Cardiasthetus nazarenus* REUTER (Hemipt. Anthocoridae) aux dépens des œufs d'*Anagasta kuehniella* Z. (Lepidopt. Pyralidae). *Ann. Epiphyt.*, **19**, 721-726.
- DICKE F. F., JARVIS J. L., 1962. The habits and seasonal abundance of *Orius insidiosus* SAY. (Hemiptera-Heteroptera : Anthocoridae) on corn. *J. Kansas ent. Soc.*, **35**, 301-4.
- DOSSE G., 1961. Über die Bedeutung der Pollennahrung für *Typhlodromus pyri* SCHEUTEN (= *tiliae* OUD.) (Acari., Phytoseiidae). *Entomol. exp. appl.*, **4**, 191-195.
- DUNBAR D. M., BACON O. G., 1972. Feeding, development and reproduction of *Geocoris punctipes* (Heteroptera : Lygaeidae) on eight diets. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **65**, 892-895.
- ELBADRY E. A., ELBENHAWY E. M., 1968 a. The effect of non-prey food, mainly pollen on the development, survival and fecundity of *Amblyseius gossipi* (Acarina, Phytoseiidae). *Entomologia exp. appl.*, **11**, 269-72.
- ELBADRY E. A., ELBENHAWY E. M., 1968 b. The effect of pollen feeding on the predatory efficiency of *Amblyseius gossipi* (Acarina : Phytoseiidae). *Entomol. exp. appl.*, **11**, 273-276.
- EWERT M. A., CHIANG H. C., 1966. Effects of some environmental factors on the distribution of three species of Coccinellidae in their microhabitat in HODEK I. Ecology of Aphidophagous Insects. *Proceedings of a Symposium held in Liblice 27 sept.-1^{er} oct. 1965*, 195-219.
- FAUVEL G., 1971. Influence de l'alimentation sur la biologie d'*Orius* (Heterororius) *vicinus* RIBAUT (Heteroptera, Anthocoridae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **3**, 31-42.
- FAUVEL G., 1972. Facteurs de spécificité d'un anthocoride prédateur *Orius vicinus* RIBAUT. *Zeszyt. Problem. Post. Nauk Rolniczych*, **129**, 251-262.
- HILL A. R., 1965. The bionomics and ecology of *Anthocoris confusus* REUTER in Scotland : I. The adult and egg production. *Trans. Soc. Br. Ent.*, **18**, 35-48.
- HODEK I., 1967. Bionomics and ecology of predaceous Coccinellidae. *Ann. Rev. Ent.*, **12**, 79-104.
- HOYT S. C., 1969. Population studies of five mite species on apple in Washington *Proc. 2nd intern. Cong. Acarology Sutton Bonington G. B. 19-25 July 1967*, 117-133. G. O. Evans ed., Akademiai Kiado, Budapest.
- HUGEL M. F., 1962. Étude de quelques constituants du pollen. *Ann. Abeille*, **5**, 97-133.
- KAMBUROV S. S., 1971. Feeding, development and reproduction of *Amblyseius largoensis* Muma on various food substances. *J. econ. Ent.*, **64**, 643-648.
- KNISLEY, BARRY C., SWIFT F. C., 1971. Biological studies of *Amblyseius umbraticus* (Acarina : Phytoseiidae). *Ann. ent. Soc. Amer.*, **64**, 813-822.
- KOSCHEL H., 1971. Zur Kenntnis der Raubwanze *Himacerus apterus* F. (Heteroptera Nabidae) : *Z. angew. Ent.*, **68**, 1-24.
- KULLENBERG B., 1944. Studien über die Biologie der Capsiden. *Zool. Bidr. Uppsala*, **23**, 522 p.
- LORD F. T., 1971. Laboratory tests to compare the predatory value of six mirid species in each stage of development against the winter eggs of the European red mite, *Panonychus ulmi* (Acari : Tetranychidae). *Can. Ent.*, **103**, 1663-1669.
- McMURTRY J. A., JOHNSON H. G., 1965. Some factors influencing the abundance of the predaceous mite *Amblyseius hibisci* in Southern California (Acarina : Phytoseiidae). *Ann. ent. Soc. Amer.*, **84**, 49-56.
- McMURTRY J. A., SCRIVEN G. T., 1964 a. Biology of the predaceous mite *Typhlodromus rickeri* (Acarina : Phytoseiidae). *Ann. ent. Soc. Amer.*, **47**, 362-367.
- McMURTRY J. A., SCRIVEN G. T., 1964 b. Studies on the feeding, reproduction, and development of *Amblyseius hibisci* (Acarina, Phytoseiidae) on various food substances. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **47**, 649-655.
- McMURTRY J. A., SCRIVEN G. T., 1965. Insectary production of phytoseiid mites. *J. econ. Ent.*, **48**, 282-284.
- NIEMCZYK E., 1966 a. The occurrence of insect predators in the apple orchard. *Pr. Inst. Sadow. Skier-niew*, **10**, 331-357.

- NIEMCZYK E., 1966 b. *Psallus ambiguus* FALL. (Miridae, Heteroptera) as a predator of orchard pests. *Ekol. pol., ser. B.*, **12**, 157-160.
- NIEMCZYK E., 1968. *Psallus ambiguus* FALL. (Heteroptera, Miridae). II. Nutrition and role in the bioecosis of orchards. *Polskie Pismo entomol.*, **38**, 387-416.
- PAIN J., MAUGENET J., 1966. Recherches biochimiques et physiologiques sur le pollen emmagasiné par les abeilles. *Ann. Abeille*, **9**, 209-236.
- PÉRICART J., 1972. Hémiptères Anthocoridae, Cimicidae, Microphysidae de l'Ouest-Palearctique. *Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen*. Masson et Cie éd. 402 p.
- RIDGWAY R. L., JONES S. L., 1968. Plant feeding by *Geocoris pallens* and *Nabis americanoferus*. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **61**, 232-233.
- SHAW J. G., MOFFIT C., SCRIVEN G. T., 1967. Biotic potential of phytoseiid mites fed on virus infected citrus red mites. *J. econ. Ent.*, **60**, 1751-1752.
- SMITH B. C., 1960. A technique for rearing coccinellid beetles on dry food and influence of various pollens in the development of *Coleomegilla maculata lengi* TIMB. (Coleoptera: Coccinellidae). *Can. J. Zool.*, **38**, 1047-49.
- SMITH B. C., 1966. Effect of food on some aphidophagous Coccinellidae in HODEK I. *Ecology of Aphidophagous insects Proceedings of a Symposium held in Liblice 27 sept.-1^{er} oct. 1965*, 75-81.
- SMITH B. C., 1971. Effects of various factors on the local distribution and density of coccinellid adults on corn (Coleoptera: Coccinellidae). *Can. Ent.*, **103**, 1115-1120.
- STONER A., 1970. Plant feeding by a predaceous insect, *Geocoris punctipes*. *J. econ. Ent.*, **63**, 1911-1915.
- STONER A., 1972. Plant feeding by *Nabis*, a predaceous genus. *Environ. Entomol.*, **1**, 557-558.
- SWEET M. H., 1960. The seed bugs: A contribution to the feeding habits of the Lygaeidae (Hemiptera: Heteroptera). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **53** (3), 317-321.
- SWIRSKI E., AMITAI S., DORZIA N., 1967 a. Laboratory studies on the feeding, development and reproduction of the predaceous mites *Amblyseius rubini* SWIRSKI et AMITAI and *Amblyseius swirskii* ATHIAS (Acarina, Phytoseiidae) on various kinds of food substances. *Israël J. agric. Res.*, **17**, 101-119.
- SWIRSKI E., AMITAI S., DORZIA N., 1967 b. Laboratory studies on the feeding, development and oviposition of the predaceous mite *Typhlodromus athiasae* P et S. (Acarina: Phytoseiidae) on various kinds of food substances. *Israël J. agric. Res.*, **17**, 213-218.
- SWIRSKI E., AMITAI S., DORZIA N., 1970. Laboratory studies on the feeding, habits, postembryonic survival and oviposition of the predaceous mites *Amblyseius chilensis* DOSSE and *Amblyseius hibisci* CHANT (Acarina: Phytoseiidae) on various kinds of food substances. *Entomophaga*, **15**, 93-106.
- SWIRSKI E., DORZIA N., 1968. Studies on the feeding, development and oviposition of the predaceous mite *Amblyseius limonicus* GARMAN et MCGREGOR (Acarina: Phytoseiidae) on various kinds of food substances. *Israël J. agric. Res.*, **18**, 71-75.
- SWIRSKI E., DORZIA N., 1969. Laboratory studies on the feeding, development and fecundity of the predaceous mite *Typhlodromus occidentalis* NESBITT (Acarina: Phytoseiidae) on various kinds of food substances. *Israël J. agric. Res.*, **19**, 143-145.
- ZAHER M. A., SHEHATA K. K., 1971. Biological studies on the predator mite *Typhlodromus pyri* SCH. (Acarina: Phytoseiidae) with the effect of prey and non prey substances. *Z. angew. Entomol.*, **67**, 389-94.
- ZAHER M. A., Wafa A. K., SHEHATA K. K., 1969. Life history of the predatory mite *Phytoseius plumifer* and the effect of nutrition on its biology (Acarina: Phytoseiidae). *Entomol. exp. appl.*, **12**, 383-388.

DÉMOGRAPHIE DU CAMPAGNOL DES CHAMPS *MICROTUS ARVALIS* EN VENDÉE

F. SPITZ

Laboratoire des Petits Vertébrés,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas

RÉSUMÉ

Les populations du Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) présentent d'importantes fluctuations saisonnières et annuelles. Nous les avons étudiées en Vendée, dans des polders cultivés couvrant environ 10 000 hectares. L'échantillonnage est basé sur l'emploi extensif de la ligne de pièges. Après détermination de l'âge par la pesée des cristallins, chaque échantillon est structuré par sexe et par classes d'âge. La série des échantillons est traitée par une méthode d'analyse démographique longitudinale permettant de suivre le devenir de chaque cohorte depuis sa naissance jusqu'à sa disparition totale. Les fluctuations saisonnières sont simples avec un minimum en mars-avril et un maximum à des dates variant de juillet à décembre. Le nombre de naissances par hectare et par mois présente deux types de fluctuations saisonnières. Considéré par année, il est très variable de l'une à l'autre. Les mortalités prénatales et périnatales ne sont supérieures à 50 p. 100 qu'à partir de septembre. Les mortalités postnatales sont *grosso modo* plus faibles en été et plus fortes en hiver. Les individus nés en mars et avril ont les meilleures survies. Le nombre de filles parvenant à maturité pour une femelle mère (taux net de reproduction) varie de 0,005 à 5 selon le moment de l'année. Il explique la fluctuation saisonnière de densité. Le taux annuel net de reproduction varie de 0,01 à 40 et explique la fluctuation annuelle des niveaux et date du maximum de densité. Les variations locales de la densité de population sont expliquées en grande partie par des mouvements de dispersion des campagnols. L'analyse factorielle des données climatiques et biologiques conduit à classer les unités « milieu-mois d'observation » en types climato-démographiques simples qui expriment de façon synthétique la situation évolutive du point considéré. Le rythme fondamental annuel repose sur la variation de la durée du jour, mais il est modulé par les écarts à la normale des autres paramètres climatiques, par le passé récent (situation des six mois précédents) de la population, et par les variations de l'action de l'homme sur le milieu.

I. — INTRODUCTION

Quand, très jeune chercheur, j'ai été amené pour la première fois devant le problème qui fait l'objet de ce travail, ce problème se posait avant tout de façon pratique : il y avait des pullulations de Campagnols, elles amenaient des milliards de francs

(anciens) de dégâts aux récoltes, il fallait lutter contre. Il faut donc savoir gré à mon directeur M. GIBAN et à celui de ma collègue L. MARTINET, le professeur C. THIBAULT, d'avoir dès le départ décidé de nous faire attaquer le problème *au fond*, par ses aspects écologique, démographique et physiologique. La littérature depuis l'ouvrage d'ELTON (1942) et les articles de F. FRANCK (1957) et CHITTY (1952), jusqu'aux moindres notes, ne roulait que sur les notions de « pullulations », de « régression », de « stress social ». Ces thèses finirent par conduire M^{lle} M. L'HERITIER, qui travailla sur ce sujet jusqu'en 1961, et moi-même à une attitude contestataire. Après avoir suivi pendant les premiers mois de « terrain » la pente facile d'une méthodologie et d'une interprétation calquées sur nos prédécesseurs, nous tentâmes, au moins autant par réaction que par raison, de repartir « à zéro » en suivant cette approche « objective » dont j'ai parlé plus haut. Ceci fut possible par une expérimentation des *méthodes*, telle qu'elle est exposée dans le premier chapitre, en essayant chaque fois de remonter à la source : le piégeage en surface fut repris dans l'esprit de BOLE (1939) et de CAHALANE (1941), le piégeage en ligne selon les principes de Mac LULLICH (1951).

Notre lieu de travail était situé dans les polders cultivés bordant le nord de l'Anse de l'Aiguillon (Vendée), sur environ 10 000 ha plats et pratiquement sans arbres. On peut y distinguer (fig. 1) quatre subdivisions principales, auxquelles se sont ajoutées en 1966 de *nouveaux polders* gagnés sur la mer. Les polders cultivés peuvent à leur tour être subdivisés (fig. 2) en sept types de biotopes ; mais les divers aspects de la parcelle cultivée sont rarement présents ensemble à la même période. *L'échantillonnage extensif* par lignes de pièges intéresse principalement les polders cultivés, ce qui explique que l'analyse démographique et l'étude parcellaire concernent uniquement les biotopes présents dans ces polders.

La dynamique des populations de *Microtus arvalis* en zone cultivée ne nous était pas inconnue : au début de nos travaux les publications de VAN WIJNGAARDEN (1957 *a* et *b*) venaient de fournir une description extrêmement détaillée de la situation de cette espèce en Hollande ; ces publications ne nous satisfaisaient cependant pas pour ce qui est des données objectivement recueillies par piégeage. Ce n'est malheureusement que bien plus tard que nous avons eu connaissance de la publication de KARASEVA (1960), qui suggérait plusieurs des hypothèses que nous discuterons à propos de l'évolution parcellaire.

Le travail méthodologique sur l'échantillonnage des populations reposait sur la notion du domaine vital individuel, et sur ses rapports avec les caractéristiques de capture. Nous devons beaucoup en ce domaine à la publication de BRANT (1962). Nous avons repris pour les « Entretiens de Chizé » (SPITZ, 1970) ces notions que je rappelle car les sigles en reviendront fréquemment dans mon exposé : j'appelle DRS ce que BRANT appelle « average D. » c'est-à-dire la moyenne des *distances* observées entre les recaptures successives d'un individu marqué ou le plus souvent de l'ensemble des individus d'une population ; ZD représente la *zone de déplacement* observée c'est-à-dire le polygone circonscrit aux points de capture d'un individu. ZDI est la *zone de déplacement instantanée* correspondant en pratique à la durée d'un piégeage (4 ou 5 jours). Nous réservons le nom de *domaine vital* à la surface réellement utilisée par un individu : cette surface peut être effectivement connue par marquage radioactif ou par radiotélémetrie mais dans le cas des piégeages avec marquage individuel et recaptures que nous avons utilisés, elle n'est connue que par une *image* conventionnelle, la ZDI, qui peut en être fort différente.

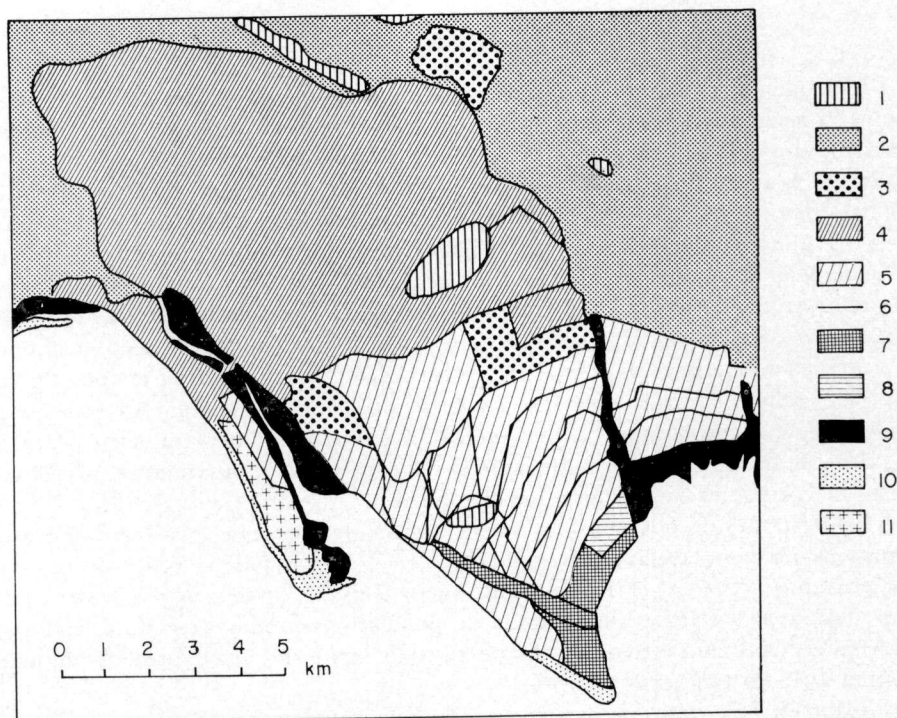


FIG. 1. — Subdivisions de la zone d'étude

1 : collines calcaires ; 2 : dunes ; 3 : pâturages communaux ; 4 : vieux marais en culture ; 5 : polders anciens et récents ; 6 : digues ; 7 : nouveaux polders non cultivés ; 8 : nouveau polder cultivé ; 9 : halophytes naturelles ; 10 : vieux marais pâturé ; 11 : bois de pins.

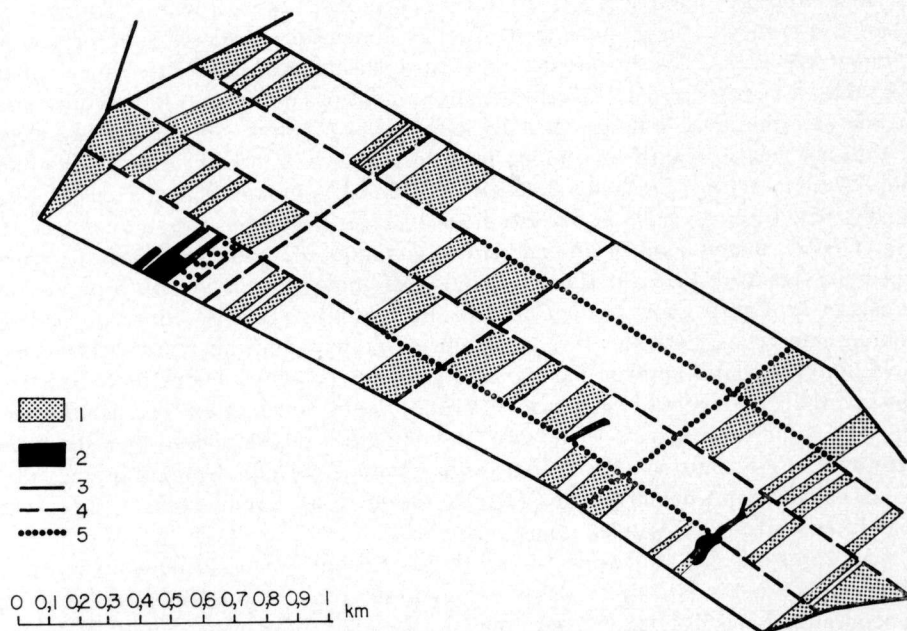


FIG. 2. — Subdivisions d'un polder récent

1 : prés et luzernières ; 2 : Tamarix et hautes herbes ; 3 : digues ; 4 : bordures herbeuses principales ; 5 : routes goudronnées ou empierrées. En blanc : terres labourées.

L'examen attentif de la littérature m'a montré que les études démographiques sur les Rongeurs se rangent dans un très petit nombre de catégories ; (1) comparaison des structures en âge observées sur des échantillons échelonnés dans le temps (2) étude des taux de disparition dans des populations d'animaux marqués (3) étude des natalités et mortalités par des séries d'échantillonnages considérés comme ponctuels à l'intérieur d'une très grande population. Mais j'ai constaté alors les défauts fréquemment liés à chacune de ces méthodes : la plupart des exemples du type (1) ne prennent pas en compte la grandeur absolue des populations échantillonnées ; ceux du type (2) calculent des *disparitions*, c'est-à-dire l'addition des mortalités et des sorties d'animaux vivants hors du secteur piégé ; enfin, dans les exemples du type (3), c'est l'échantillonnage lui-même qui est le plus souvent en défaut. Ceci n'a pu que m'encourager à approfondir l'aspect méthodologique de mon travail car il n'y a pas de raison pour que la démographie animale se contente d'approximations et d'hypothèses inacceptables en démographie humaine.

Les résultats de nos deux premières années de piégeage nous ont montré des variations de populations correspondant bien à la dynamique observée par VAN WIJNGAARDEN (1957 a) et REICHSTEIN (1960) pour *M. arvalis*, par TANAKA (1964) pour *Eothenomys smithii*, fluctuations de population simples avec minimum post-hivernal et maximum estival ou automnal, coïncidence des arrêts précoces de reproduction avec les très fortes densités.

Jusqu'en 1964, nous ne disposions pas de méthode précise de détermination de l'âge des Campagnols. A partir de 1964, nous en avons une. Cette coupure est extrêmement importante. Avant 1964, nous avons accumulé des dossiers de capture où les seules classifications possibles concernaient le sexe, les dimensions et l'activité reproductrice. Or, toutes nos observations de terrain et de laboratoire, soutenues par de nombreuses références à la littérature (KALELA, 1957 ; COWAN et ARSENAULT, 1954 ; BARBEHENN, 1955) montraient que les dimensions corporelles ou crâniennes n'étaient pas utilisables du fait des variations saisonnières de la croissance. Quant aux tables d'usure dentaire, il n'en était absolument pas question : elles ne présentent aucune variation avec le temps chez des *Microtus* et *Pitymys*. Notre regretté collègue G. VERGER consacra ainsi une bonne part de son activité à ce problème sans issue. Dans le même temps, j'essayais de bâtir une démographie de *Microtus arvalis* basée sur des structures en taille et activité reproductrice. Cette méthode n'était pas sans intérêt entre autres pour ce qui est de la dynamique des relations entre les divers types des structures trouvés. Mais en 1964, nous eûmes en main un outil permettant de classer les Campagnols par âge réel, ce qui rendait caducs les efforts précédents. Heureusement, les méthodes d'échantillonnage étaient déjà au point puisque nous travaillions l'échantillonnage par lignes depuis l'hiver 62-63. Dernière circonstance très favorable nous avons sur place en Vendée depuis avril 63 un technicien permanent (P. BUREAU) à qui nous devons l'accumulation des données obtenues depuis cette date. C'est pourquoi dès la fin 64 le programme d'étude démographique extensive et continue put démarrer sans perte de temps et se poursuivre jusqu'à la fermeture du laboratoire de Vendée à l'automne 68.

Au total nos dix années de travail de terrain ont amené la pose d'environ un millier d'unités standard de piégeage, représentant 100 000 journées-pièges. Environ 13 000 Campagnols des champs ont été capturés, ainsi que plusieurs milliers de Rongeurs et d'Insectivores appartenant à sept autres espèces.

On remarquera toutefois, et c'était une particularité très favorable à une bonne interprétation de nos résultats, que *Microtus arvalis* trouve dans la région étudiée un optimum écologique tel qu'il y occupe tous les milieux y compris les fourrés de Tamarix et les Dunes. En outre, il n'a en face de lui aucun des compétiteurs herbivores habituels en France (*M. agrestis*, *Pitymys* sp., *Arvicola terrestris*).

II. — MÉTHODES

1. — L'échantillonnage et l'évaluation des densités

Il est clair, comme nous l'avons vu dans l'introduction qu'une étude démographique sérieuse exige des conditions de recensement comparables en précision à ce qui est fait pour les populations humaines. Il est clair également que la valeur de ce recensement dépend non seulement de la valeur absolue des nombres obtenus mais aussi de la proportion dans laquelle il « couvre » une unité « autonome » de population. Autrement dit la valeur d'échantillonnage du recensement nous intéresse autant que sa précision numérique.

Ne possédant au départ aucun renseignement précis sur la surface occupée par une unité démographique autonome du Campagnol des champs, j'ai établi le plan de piégeage valable à partir de 1963, de façon à couvrir tous les milieux existant dans les polders cultivés, sur une surface totale de 5 000 ha environ. Ce plan revenait à placer chaque mois, dispersées sur l'ensemble de la zone, une dizaine à une vingtaine d'unités de piégeage (lignes de 100 m), en s'efforçant

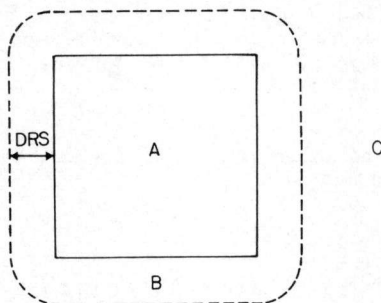


FIG. 3. — Rappel des notions de capture dans une surface piégée

Les individus dont le centre d'activité est dans la zone B sont pris à peu près au même rythme que ceux de A. Par contre, la capture d'individus de la zone C implique des déplacements hors de leur ZDI.

que les divers biotopes soient piégés en proportion de leurs surfaces totales respectives au mois considéré. Ce système peut être rapproché superficiellement de celui employé par ЗЕЈДА (1967) à ceci près que ce dernier étudiait un milieu forestier où par conséquent il n'y a pas de changement saisonnier rapide des biotopes. On peut aussi faire le rapprochement avec le travail de STINSON (1964) ; toutefois cet auteur qui a réparti, comme dans notre système, un grand nombre de lignes de pièges sur une vaste surface, s'est cantonné dans un seul biotope (les plantations de conifères) ce qui, dans notre cas, aurait amené de sérieuses difficultés d'interprétation.

J'ai déjà exposé dans plusieurs publications, le déroulement de nos travaux méthodologiques. Dans un premier temps, j'ai étudié simultanément les déplacements individuels, par capture et recapture, et les densités absolues par piégeage exhaustif intense sur surfaces carrées (SPITZ, 1963-64). En étudiant les captures, dans ces surfaces, d'individus marqués sur une surface beaucoup plus grande, j'ai pu établir que les piégeages exhaustifs intensifs capturent en deux jours la totalité des individus ayant leur centre d'activité sur la surface couverte par l'ensemble des pièges et en outre un contingent d'individus « extérieurs » comprenant ceux ayant leur centre d'activité en moyenne à moins d'une DRS des bords de la surface (BRANT, 1962) et un certain nombre d'individus plus « lointains ». Divers faits montrent que ces derniers appartiennent à

N. B. : Le piège utilisé est le piège Inra (AUBRY, 1950).

n'importe quelle catégorie de la population et sont d'autant plus nombreux au premier jour de piégeage que la densité est plus grande. Une relation relativement précise entre les captures sur surface et la densité peut être employée dans la pratique (SPITZ, 1963-1964 et 1974).

Après 1962, ce travail méthodologique a été orienté vers l'étude de la ligne de piégeage, méthode exhaustive plus simple d'emploi que la surface de piégeage. Nous n'y étions guère encouragés puisque les principaux auteurs ayant traité cette question insistaient sur les difficultés d'interprétation de tous ordres. L. STICKEL (1948) et McLULLICH (1951), entre autres, ont montré qu'il convient, dans ce genre de recensement, d'offrir une chance de capture à tout animal dont la zone de déplacement est traversée par le transect. Ceci a été réalisé en piégeant tous les passages possibles dans les travaux de KEITH (1959) et de ses successeurs sur les *Geomysidae*. Dans la pratique, on peut toutefois se contenter d'un intervalle moyen de l'ordre de 0,5 DRS (SPITZ, 1969). La traduction des nombres de captures obtenus en densités de population est un problème difficile. L. STICKEL (*loc. cit.*) montrait déjà en 1948 que les résultats dépendaient de l'activité des animaux et entre autres des caractères des domaines vitaux, eux-mêmes dépendant plus ou moins des conditions extérieures ou intérieures à la population étudiée. BRANT (1962) concluait que « the distance that animals move to trap lines is a function of their movement patterns ».

Le travail élaboré dans notre laboratoire à ce sujet a porté sur plusieurs espèces de Rongeurs européens et africains. Il a montré qu'il existe entre le nombre de captures faites sur une ligne de piégeage et la densité de population une relation numérique étroitement liée à la DRS, et donc aux variations catégorielles et saisonnières de celles-ci. Le coefficient de ligne correspondant à cette relation est une variable dont en pratique seules quelques valeurs sont utilisées. Pour *Microtus arvalis* nous avons déterminé ces valeurs d'abord en comparant sur la même parcelle des lignes et des surfaces de piégeage, puis en étudiant le comportement d'individus marqués vis-à-vis d'une ligne. Ces diverses expériences nous ont permis de déterminer cinq valeurs du coefficient de ligne (ligne de 100 m, 51 pièges espacés de 2 m, durée 48 heures, deux relevés). Ces coefficients sont les suivants (pour une densité exprimée en nombre par hectare) :

Mâles de plus de 30 jours d'âge, de février à septembre	8
Femelles de plus de 30 jours d'âge, de février à septembre.....	14
Mâles et Femelles de plus de 30 jours, octobre à janvier.....	25
Mâles et Femelles de moins de 30 jours, toute l'année.....	30
Femelles allaitantes	20

Exemple de calcul :

sur 6 lignes (soit 600 m) ont été pris en juillet 9 mâles et 4 femelles de plus de 30 jours.
Les densités correspondantes sont :

$$\text{mâles } \frac{9}{6} \times 8 = 12$$

$$\text{femelles } \frac{4}{6} \times 14 = 9,3$$

$$\text{total } 21,3$$

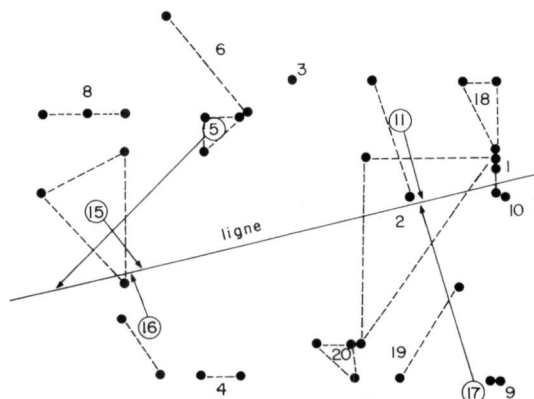


FIG. 4. — Mouvements de *Campagnols* vers une ligne de piégeage

Les points ou groupes de points accompagnés d'un numéro représentent la position d'individus précédemment marqués. Ceux dont le numéro est cerclé ont été capturés ensuite sur la ligne (flèche).

Le détail des expériences réalisées a déjà fait l'objet de plusieurs publications (LE LOUARN *et al.*, 1969 ; SPITZ, 1969 ; SPITZ *et al.*, 1974). La figure 4 rappelle les observations sur les mouvements des Campagnols vers une ligne de pièges.

Il est important de souligner que lors de piégeages par plusieurs lignes d'une même parcelle apparemment très homogène pour son peuplement végétal et la répartition des trous de Campagnols, les nombres de captures obtenues par ligne peuvent varier dans un rapport de 1 à 2. On doit aussi noter que ces coefficients sont *révisables* pour chaque population particulière étudiée.

2. — La détermination de l'âge chez *M. arvalis*

C'est à L. MARTINET que nous devons la mise au point pour *Microtus arvalis* d'une méthode de détermination de l'âge basée sur le poids des cristallins selon la technique proposée par LORD (1959). Les résultats obtenus en élevage (MARTINET, 1966) ont été vérifiés par nous en Vendée sur de jeunes individus capturés et relâchés dans la nature et repris à des âges variés. Un maximum de 10 p. 100 des individus sortent de la « fourchette des 95 p. 100 » établie en élevage. Un travail plus récent montre que, par comparaison aux autres mensurations corporelles, le poids de cristallin est très peu dépendant des conditions d'alimentation et d'éclairement (MEUNIER et SOLARI, 1972). Depuis 1967 nous avons établi l'échelle des poids de cristallins pour la population de *M. arvalis* du Briançonnais (Hautes-Alpes), puis appliqué la méthode à d'autres Rongeurs (LE LOUARN *et al.*, 1970 ; LE LOUARN, 1971). Il a été fait de même pour *Arvicola terrestris* par nos collègues suisses (MOREL et MEYLAN, 1970). Une précision encore plus grande est possible par la méthode de DAPSON et IRLAND (1972).

L'échelle établie en élevage a donc été utilisée pour subdiviser nos échantillons en classes d'âge, mais nous savons qu'il y a une certaine imprécision dans la détermination individuelle de l'âge pour un poids de cristallin donné. La classe d'âge, interprétation de la subdivision *objective* qu'est la classe de poids de cristallins, ne lui est pas parfaitement superposée. Leurs centres coïncident, mais aux limites de la classe de cristallins figurent des individus des classes d'âge précédente et suivante. De même des individus de la classe d'âge étudiée contaminent, à leurs limites, les classes de cristallins précédente et suivante. Ces contaminations sont négligeables quand les classes d'âge sont d'importance comparable, mais peuvent devenir dangereuses quand une classe très nombreuse est limitrophe de classes très pauvres. A la limite, quand une classe d'âge est obligatoirement vide du fait de l'absence de cohorte à la date de naissance correspondante (période sans reproduction) les individus qui éventuellement y figurent ont été rapportés à la classe d'âge précédente (ou suivante) selon le cas.

3. — L'analyse démographique

Je dois à la communication de LAMOTTE et NADOT (1969) les définitions des termes employés ici et surtout la conviction, qui m'a fortement aidé dans ce travail, que seule l'*analyse longitudinale* pouvait répondre à nos besoins. Cette analyse revient à construire le *diagramme de Lexis* de la population (tableau des nombres en fonction de l'âge et du temps) et à y suivre la vie de chaque cohorte de sa naissance à la mort de ses derniers membres. On peut alors en tirer tous les paramètres habituellement utilisés : quotients de mortalité, espérances de vie, et établir des tables de survie.

La méthode que j'ai utilisée pour « suivre » les cohortes est inspirée de façon un peu marginale, car les conditions expérimentales sont fort différentes, par la « Dynamic method » employée par PALUDAN (1951) pour l'étude d'oiseaux bagueés et discutée par GEIS et TABER (1963). On peut aussi la rapprocher de la méthode de QUICK (1963) employée pour *Clethrionomys glareolus* par PUCEK *et al.* (1969, mais celle-ci pose une hypothèse de base, la structure stationnaire en âge, que nous ne pouvions pas accepter. Notre méthode s'oppose à la « Time-specific method » (GEIS et TABER, *loc. cit.*) qui dans le cas présent aurait correspondu à la comparaison de *sections instantanées* et successives de chaque cohorte, méthode que nous avons employée pour l'étude de l'évolution parcellaire.

Or la répartition, quasi uniforme et continue dans le temps, de nos unités de piégeage, interdisait l'espoir d'étudier les cohortes par « *sections* » et il m'a donc fallu au contraire bâtir la méthode d'analyse sur la *continuité* de l'échantillonnage, et ce de la façon suivante.

Dans un diagramme de Lexis une cohorte est représentée par un faisceau de droites parallèles à la bissectrice des axes, coupant celui des temps sur une longueur donnée, 1 mois par exemple. Sur la figure 5 la section de ce faisceau qui nous intéresse dans le calcul des mortalités entre les âges a et b est formée par le parallélogramme a_1, a_2, b_2, b_1 . Or l'échantillonnage, globalement uniforme dans le temps, que nous réalisons effectivement entre les temps 1 et 2 pour la classe d'âge $a-b$ correspond à un échantillonnage du carré a'_1, a'_2, b'_2, b'_1 . On voit que si l'échantillonnage réalisé dépend de la densité de présence des segments individuels dans la section a_1, a_2, b_2, b_1 ,

b_1 , la différence entre cette section idéale et la section observée a'_1, a'_2, b'_2, b'_1 , porte sur des éléments en symétrie haut-bas : les triangles, nommés t_1, t_2 sur la figure, correspondent à des parties manquantes de la cohorte étudiée, p_2 à une partie observée de la cohorte précédente, q_1 à une partie observée de la cohorte suivante. En outre, toujours pour des raisons de symétrie des densités de présence, on voit que les parties observées « non conformes » représentent seulement $1/4$ de l'échantillonnage total. Quand les cohortes successives sont d'importance constamment croissantes ou décroissantes, on peut admettre que $p_2 + q_1$ compensent à peu de chose près l'absence de $t_1 + t_2$. Seule la plus forte cohorte de l'année, si elle est encadrée de deux cohortes *beaucoup* plus faibles, serait désavantagée par cette approximation. Le même raisonnement est valable pour les sections correspondant à des intervalles d'âge de deux (ou trois) mois pour lesquels la valeur idéale est remplacée par la moyenne des valeurs trouvées dans deux (ou trois) périodes successives d'un mois pour les classes d'âges correspondantes (fig. 5).

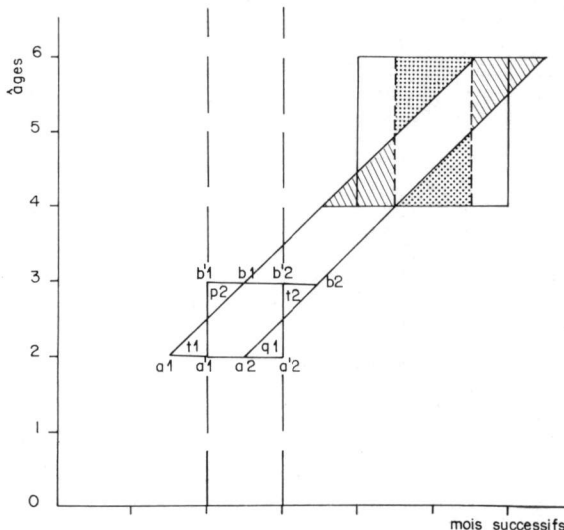


FIG. 5. — Approximation de l'importance des « tranches » d'une cohorte

Voir texte. Pour l'intervalle d'âge 4 à 6 mois on fait d'abord la moyenne des deux cases classe-mois formant le grand carré en trait plein. L'approximation sur la tranche de cohorte correspondante est exprimée par les triangles hachurés ou pointillés.

Nous sommes ainsi en possession des valeurs approchées des nombres d'individus interceptés dans chaque cohorte au cours de sa vie, c'est-à-dire que la cohorte peut-être représentée par un rectangle découpé par les limites des classes d'âge et dont les cases sont occupées par les nombres en question. Comme la population de la zone étudiée est suffisamment grande pour qu'on la considère comme indifférente aux prélèvements par piège, la succession continue des échantillonnages, de mois en mois, permet la détection de chaque individu avec une probabilité qui est seulement fonction de l'importance relative de cet individu dans l'espace-temps considéré. L'effectif intercepté dans une classe d'âge ($p-q$) d'une cohorte, rapporté au total (N) des interceptions faites sur cette cohorte, représente la probabilité pour un individu de cette cohorte d'atteindre un âge supérieur à p mais inférieur à q . Par conséquent, la probabilité pour un individu de dépasser l'âge p est égale à

$$\frac{n_{p,q} + n_{q,r} + \dots + n_{k-l,k}}{N}$$

où k représente la limite supérieure de la classe d'âge où ont eu lieu les dernières interceptions (en pratique 12 mois pour les Campagnols). La figure 6 matérialise ce raisonnement.

Le diagramme de Lexis a été établi séparément pour les mâles et les femelles. Chaque case correspond à un mois donné et à une classe d'âge donnée. Le nombre qui s'y trouve est le nombre brut de captures rapporté à une unité de piégeage et multiplié par le coefficient de ligne correspondant à la catégorie d'individus en question. Le diagramme est alors utilisé pratiquement de la façon suivante (fig. 7).

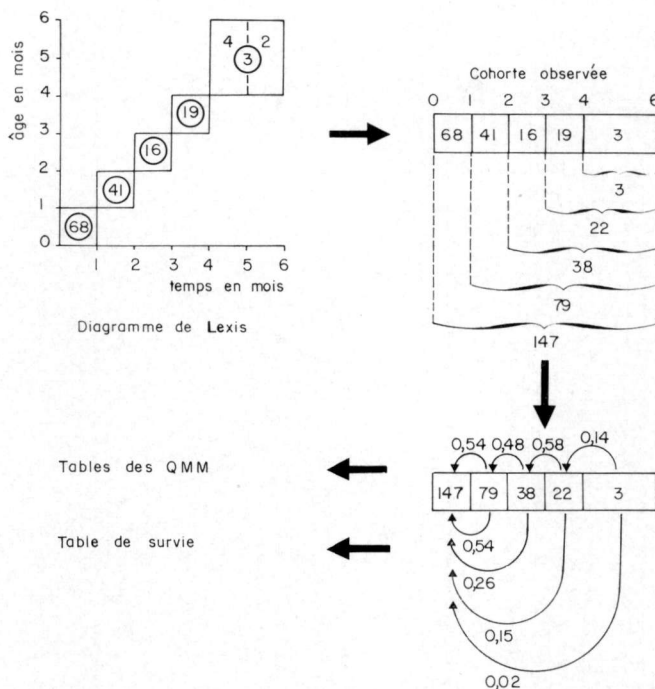


FIG. 6. — Succession des opérations effectuées sur le diagramme de Lexis

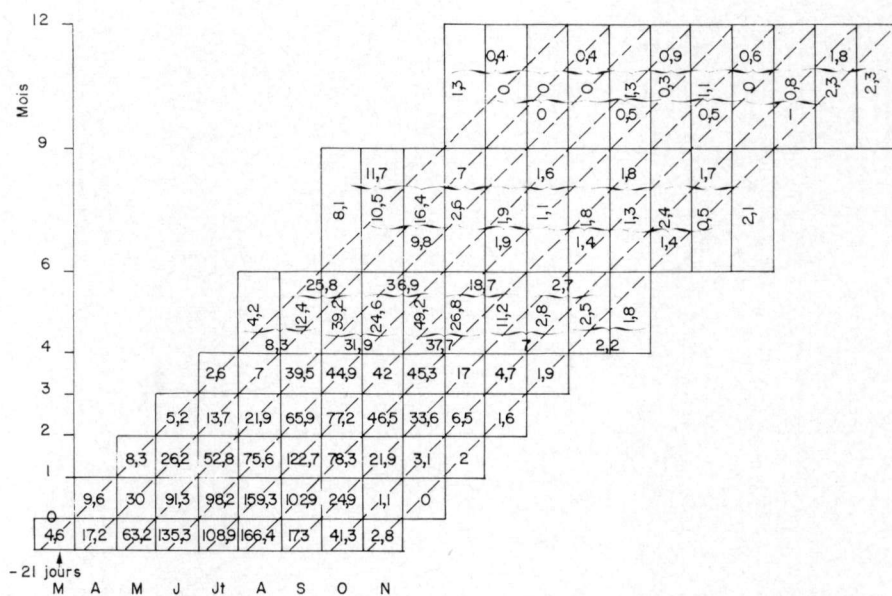


FIG. 7. — Exemple d'un diagramme de Lexis diagonalisé : les femelles pour toutes les années cumulées

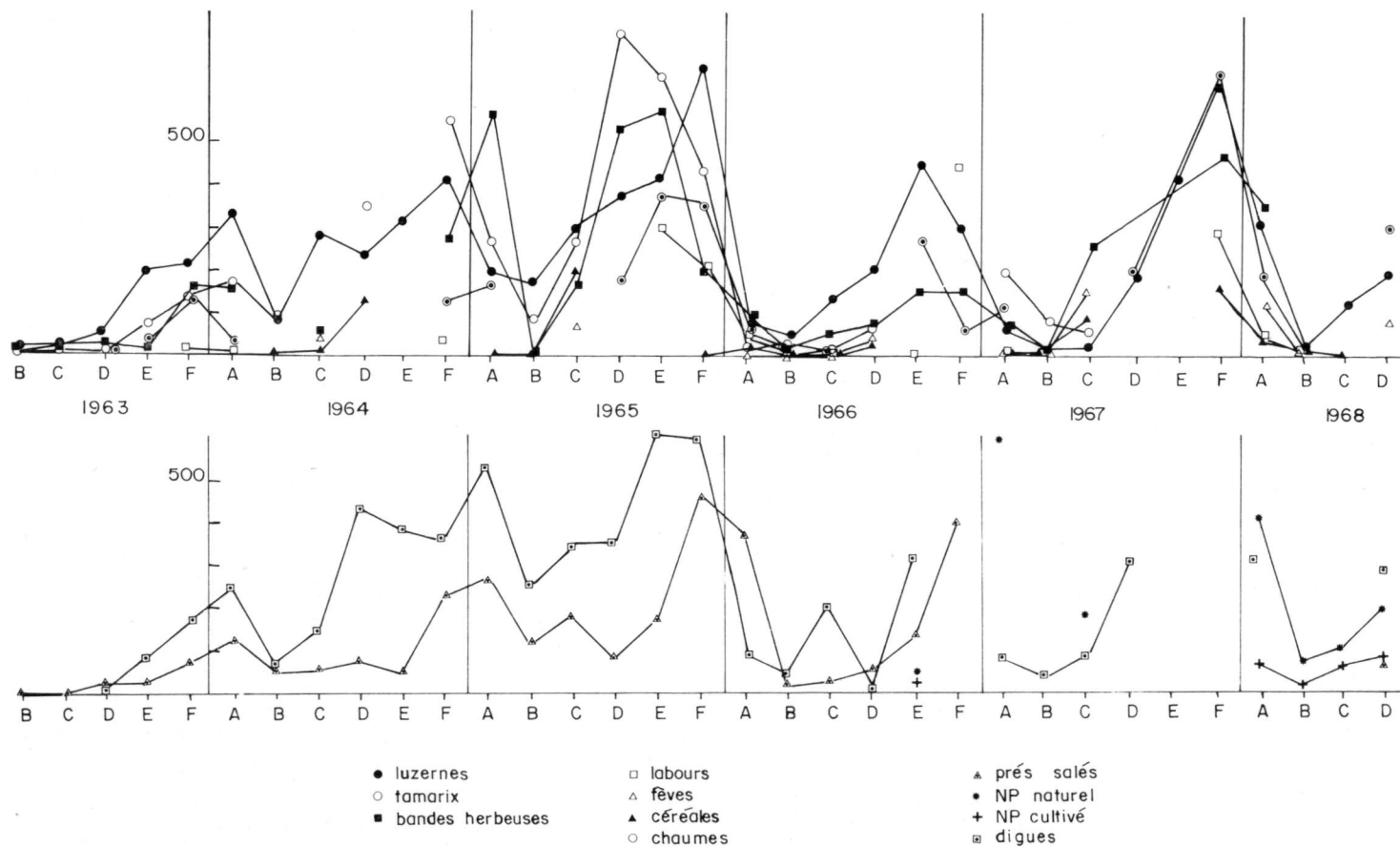


FIG. 8. — *Fluctuations des densités bimestrielles par biotope*
L'axe des ordonnées est gradué par centaine d'individus à l'hectare

Des diagonales sont tracées à partir du coin en haut à droite de chaque case « 0-1 mois ». Une cohorte est alors constituée en suivant une des diagonales. On lui rapporte successivement les effectifs des cases 0-1, 1-2, 2-3 et 3-4 mois traversées par la diagonale, puis la moyenne des effectifs 4-6 mois dans les deux cases formant le carré « diagonalisé » par le segment de diagonale limité à cette classe d'âge et de même les moyennes des trois cases formant le carré « diagonalisé » par la diagonale en question d'abord dans la classe 6-9 mois, puis dans la classe 9-12 mois.

On effectue alors les additions successives (voir plus haut) en partant de la dernière case vers la première de chaque cohorte, et ces nouveaux nombres sont divisés par le total de la cohorte ce qui donne les *pourcentages de survivants à chaque âge*. Les *mortalités* en sont déduites, et présentées sous deux formes différentes : soit en *mortalités totales* entre 0 et un âge donné, soit en *mortalités partielles*, (en pratique des *quotients mensuels*) entre deux âges successifs. Pour les intervalles de deux et trois mois, les quotients mensuels sont calculés en admettant une diminution exponentielle de l'effectif dans l'intervalle considéré.

Pratiquement, nous utiliserons dans les résultats qui suivent les *survies totales* pour établir les tables de survie et calculer les *espérances de vie*, et les *quotients mensuels* pour étudier les variations saisonnières de la mortalité.

III. — RÉSULTATS DÉMOGRAPHIQUES GÉNÉRAUX

I. — Les fluctuations de densité de population

La figure 8 montre les fluctuations de densité de deux mois en deux mois pour les divers biotopes que nous avons définis dans l'introduction, d'après les piégeages en ligne effectués de 1963 à 1968. Les fluctuations simplifiées de la densité moyenne dans les *polders cultivés*, observés d'après les piégeages sur surface de 1959 à 1962 puis les piégeages en ligne de 1963 à 1968, sont représentées sur la figure 9.

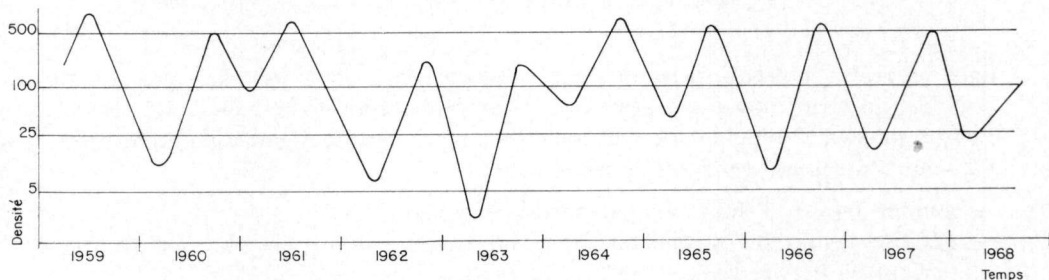


FIG. 9. — Fluctuations de la densité moyenne dans les polders cultivés
L'axe des densités (ordonnées) est logarithmique

Les courbes obtenues, et surtout la courbe moyenne des polders cultivés, ont une forme extrêmement simple, avec un minimum tous les ans entre mars et mai, et un maximum tous les ans entre juillet et novembre (ou décembre).

L'aspect général des courbes suggère déjà que la précocité du maximum annuel est liée à l'importance de la population au moment du minimum printanier.

2. — La natalité

En Vendée, la reproduction de *M. arvalis* s'arrête totalement, presque tous les ans, pendant une partie de l'hiver. Les mois sans reproduction sont indiqués sur le diagramme de la figure 10. Pendant les autres mois l'importance de la reproduction

fluctue grandement. En effet, non seulement la densité de population change, mais le pourcentage de femelles qui sont gestantes et le nombre d'embryons par portée peuvent varier considérablement. De plus, la lecture d'une situation instantanée des gestations dans une population n'a guère d'intérêt. Elle peut seulement conduire à une évaluation probabiliste de l'intensité du flot des naissances : en effet, le pourcentage de femelles gestantes trouvé est assimilable à la probabilité pour une femelle d'avoir commencé une gestation dans les trois semaines (durée de gestation chez *M. arvalis*) précédentes. On peut alors en déduire d'une part le nombre de gestations commencées

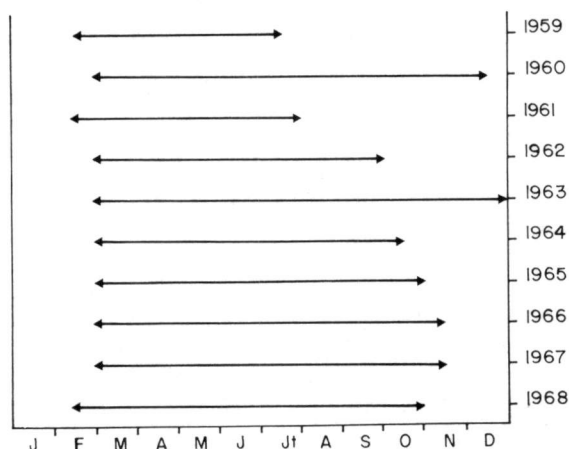


FIG. 10. — Durée de la saison de reproduction (flèche en trait gras) selon les années

dans tel ou tel intervalle de temps plus « commode » (1 mois par exemple), d'autre part l'espacement moyen des gestations pour les femelles de la population étudiée. Les graphiques ci-joints expriment quelques uns des résultats globaux obtenus pour l'ensemble des zones cultivées de notre secteur :

- nombre moyen d'embryons par portée, (fig. 11) ;
- nombre d'embryons parvenant à implantation par hectare et par mois (courbes par année) (fig. 12) ;
- évolution annuelle du nombre total d'embryons parvenus à implantation par hectare (fig. 13).

L'évolution saisonnière du nombre d'embryons par portée est d'une grande régularité (voir travaux de L. MARTINET et plus loin les évolutions par milieu).

Les courbes de ce que nous pouvons appeler « production mensuelle d'embryons » sont de deux types : le maximum peut se situer en mai-juin (1959, 1961, 1968) ou en août-septembre les autres années. Le premier type a coïncidé avec les calamités agricoles de 1959 et 1961 mais en 1968 le maximum a été tardif.

La courbe de ce que nous appelons « production annuelle d'embryons » montre des irrégularités extraordinaires. Elle permet *grosso modo* de classer les années en « faibles » (1962 et 1963) « moyennes » (1960, 1965, 1966, 1967, 1968), « fortes » (1959, 1961, 1964). Mais ces fluctuations spectaculaires n'expliquent rien dans la mesure où elles sont une résultante de l'ensemble des phénomènes étudiés.

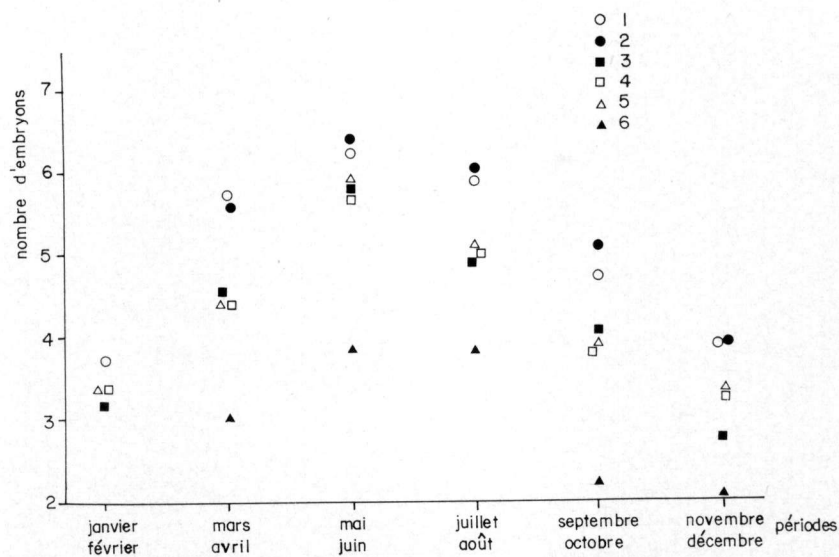


FIG. 11. — Nombre moyen d'embryons par portée selon les milieux

1 : terres labourées ; 2 : luzernières ; 3 : prés-salés ; 4 : digues ;
5 : Deux-Sèvres (cultures et luzernières) ; 6 : Hautes-Alpes, étage subalpin

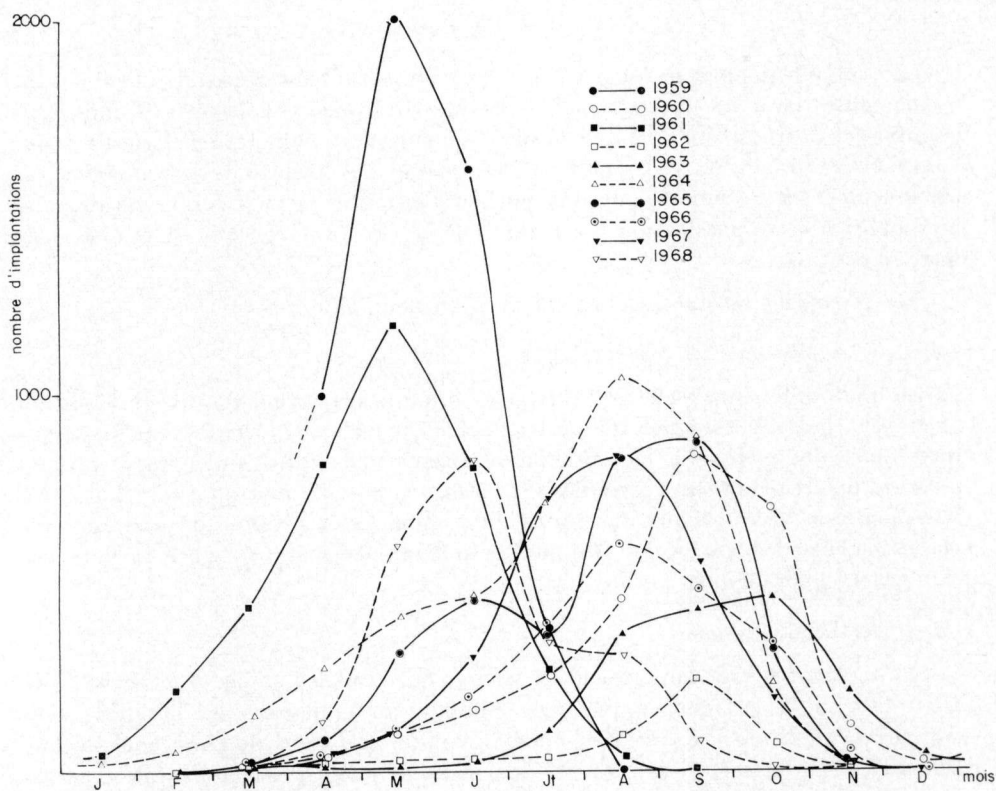


FIG. 12. — Nombre d'embryons parvenant à implantation par hectare et par mois
(moyenne des polders cultivés)

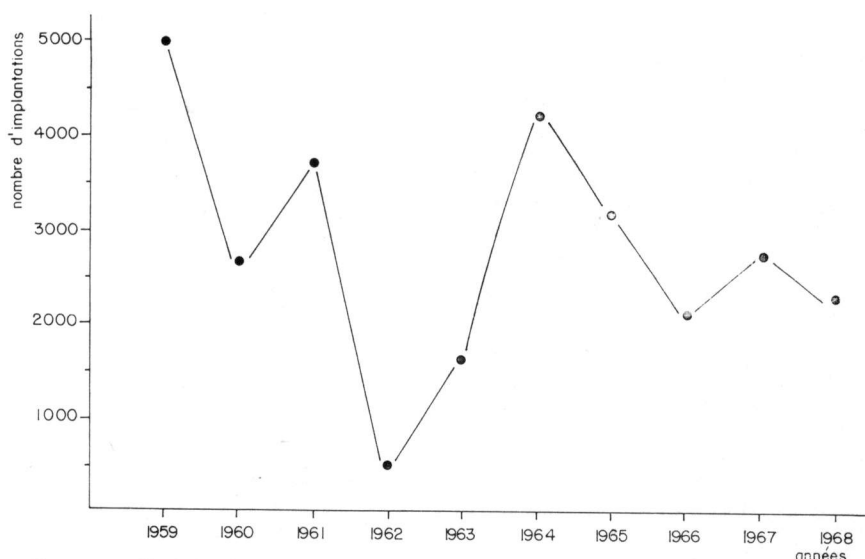


FIG. 13. — Évolution annuelle du nombre total d'embryons parvenus à implantation par hectare

3. — La mortalité

La méthode d'analyse longitudinale exposée plus haut a permis l'évaluation des mortalités pour les Campagnols des champs des polders cultivés pris dans leur ensemble (cf. introduction), et en cumulant pour chaque mois les résultats de 1965 à 1968 (MARTINET et SPITZ, 1971). La détermination des coefficients de ligne pour les individus de 15 à 30 jours et pour les femelles allaitantes, nous a permis un progrès par rapport à cette publication : la totalité de la vie d'une cohorte est étudiée par l'analyse continue.

J'ai séparé les mortalités ainsi calculées en deux catégories :

1° Les pertes prénatales et périnatales.

La limite inférieure réelle de la classe 0-30 jours correspond en fait au début de la lactation, puisque les jeunes au nid sont échantillonnés à travers les femelles allaitantes. Par conséquent, si la lactation ne se déclenche pas, quelle qu'en soit la raison, l'individu meurt avant son entrée dans la classe « 0-30 ». La mortalité « avant zéro » correspond donc à la fois aux mortalités embryonnaires et à celles qui se produisent à la naissance et juste après. Ces pertes sont détaillées sur la figure 14 pour les mâles et femelles ensemble.

2° Les mortalités postnatales.

Ces mortalités sont donc calculées séparément pour les mâles et les femelles à partir du début de la lactation que nous assimilons au temps zéro. Les résultats sont exprimés en *quotients mensuels de mortalité* (évolution au cours de l'année, évolution dans la vie d'une cohorte) (fig. 15 à 18) et sous forme de *tables de survie* (tabl. 1 et 2).

Il est à noter que si pendant la vie embryonnaire, la mort de la mère entraîne celle des fœtus, il n'en est pas obligatoirement ainsi pendant la vie au nid, dans le

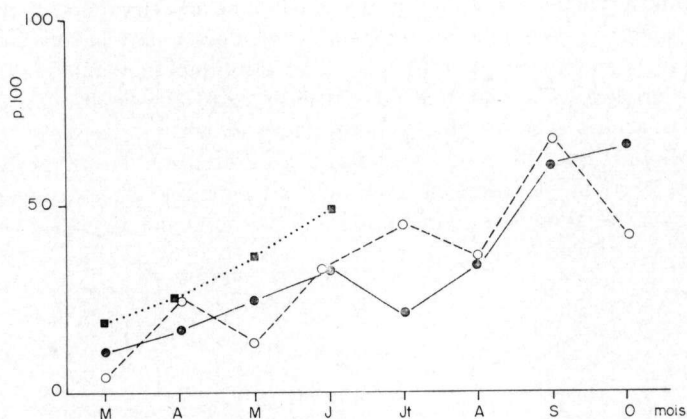


FIG. 14. — Pertes prénatales (en p. 100)

Cercles pleins : moyenne générale. Cercles vides : 1967. Carrés pleins : 1968

TABLEAU I

Table de survie des mâles

Cohortes	Implant.	0	1	2	3	4	6	9
Mars	1 000	875	630	260	220	210	125	10
Avril	1 000	780	445	265	205	165	50	2
Mai	1 000	690	295	155	120	80	19	1
Juin	1 000	625	380	280	220	60	2	< 1
Juillet	1 000	780	490	360	130	60	1	< 1
Août.....	1 000	675	500	270	170	35	2	0
Septembre ..	1 000	405	330	215	100	19	3	1
Octobre	1 000	350	335	200	110	50	11	3

TABLEAU 2

Table de survie des femelles

Cohortes	Implant.	0	1	2	3	4	6	9
Mars	1 000	905	720	560	455	405	240	8
Avril	1 000	865	635	435	330	275	75	0
Mai	1 000	795	495	330	255	130	24	1
Juin	1 000	710	490	325	180	85	5	1
Juillet	1 000	800	510	290	150	75	5	2
Août.....	1 000	640	415	245	140	45	4	1
Septembre ..	1 000	380	295	215	95	35	9	2
Octobre	1 000	330	315	265	160	85	40	20

cas où la communauté de femelles comporte encore une ou deux mères pouvant « prendre le relais ». Par conséquent, les mortalités calculées avant la naissance et entre 0 et 30 jours ne représentent pas un phénomène individuel mais une réalité démographique très complexe. Il serait tentant d'utiliser cette constatation pour faire par exemple l'estimation des *mortalités* embryonnaires et périnatales *réelles* (nous avons à dessein parlé plus haut de *pertes*) en faisant la différence entre les pertes observées et la mortalité probable des mères. Mais il faudrait pour cela être sûr que la mortalité des gestantes ou des allaitantes correspond à la moyenne des femelles. Or, cela n'est

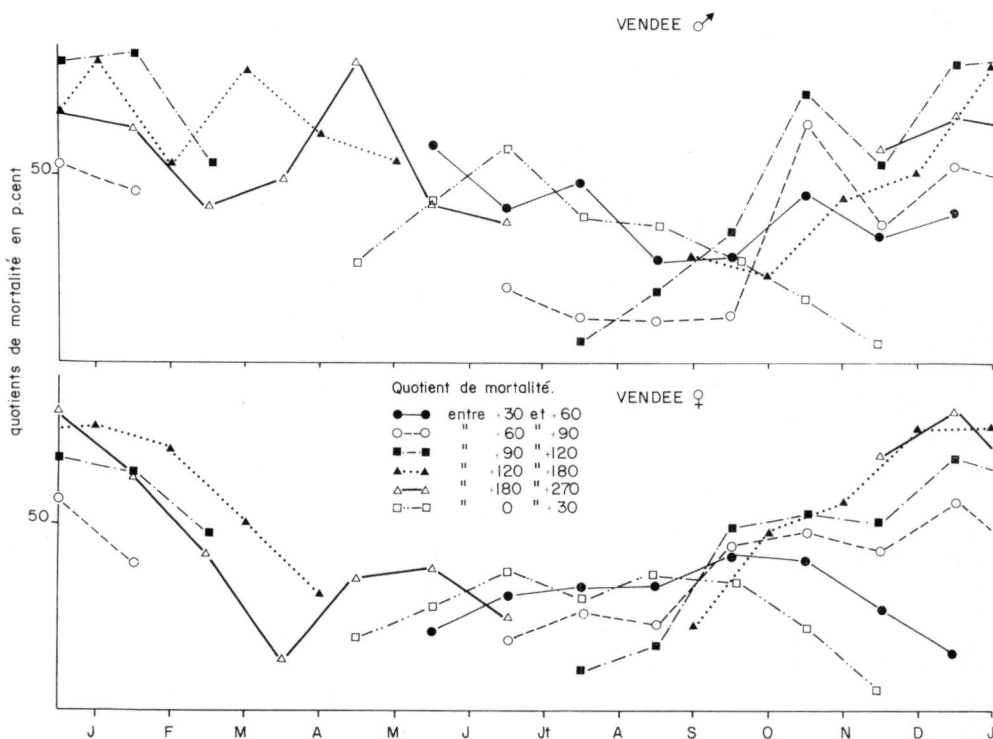


FIG. 15 et 16. — Quotients mensuels de mortalité au cours de l'année pour chaque intervalle d'âge

pas certain et il est donc plus prudent de ne pas tenter cette estimation. Tout au plus notera-t-on que les pertes prénatales ont une évolution *grosso modo* parallèle à celle des mortalités post natales des femelles jusqu'au mois d'août et qu'ensuite elles deviennent notablement plus élevées. La forte augmentation des pertes pour les portées de septembre et octobre correspond donc à une apparition massive d'accidents en cours de gestation, ou au non déclenchement de la lactation.

Pour les mortalités post natales, je peux faire les remarques suivantes (voir MARTINET et SPITZ, 1971). L'évolution saisonnière se traduit *grosso modo* par un minimum estival et un maximum hivernal. Seule la mortalité entre 0 et 2 mois ne suit pas cette évolution, surtout chez les mâles où la mortalité dans cet intervalle d'âge est très forte de mai à juillet-août. Ce maximum correspond à la période où la quasi totalité des jeunes mâles entre en activité sexuelle (aux alentours d'un mois

d'âge). Il y a, inversement, une diminution très marquée de la mortalité entre 0 et 1 mois à l'automne. Le même phénomène est visible à cette saison pour les femelles et coïncide avec des populations où les jeunes sont en majorité sexuellement inactifs.

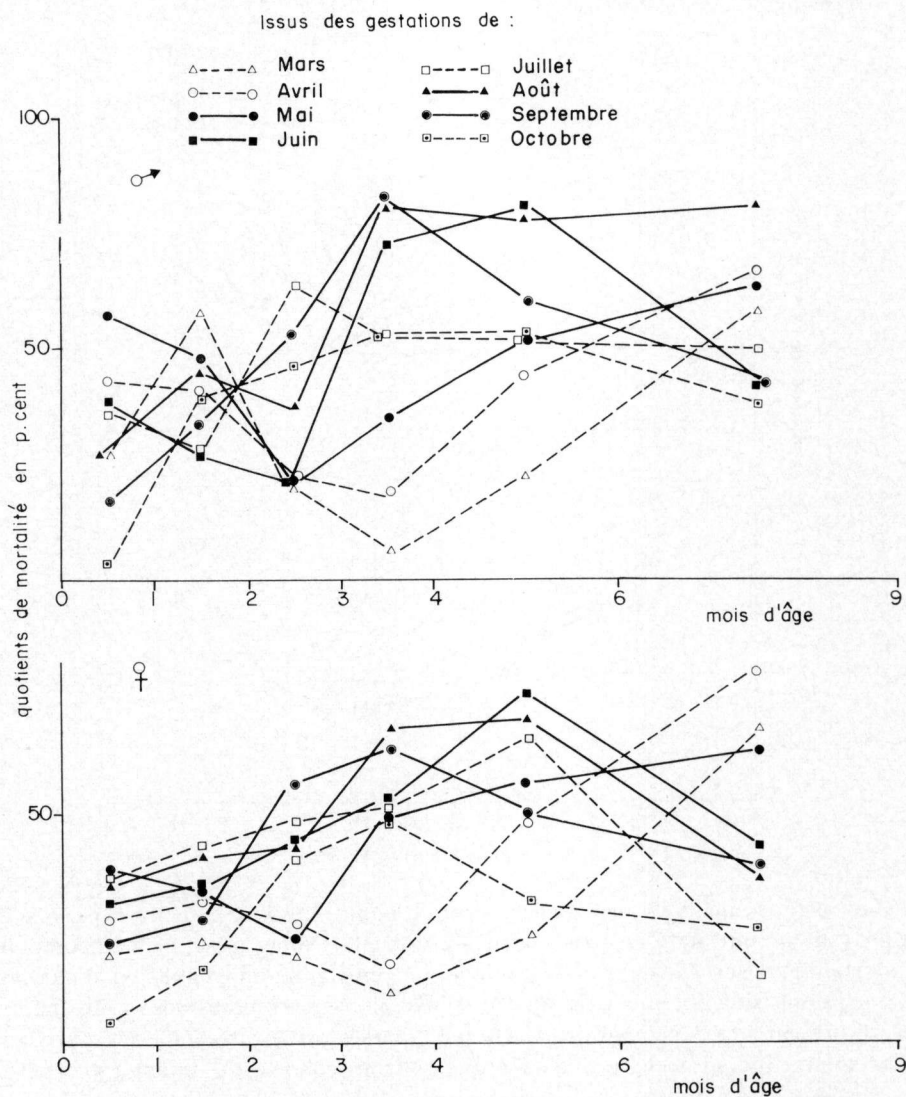


FIG. 17 et 18. — Quotients mensuels de mortalité au cours de la vie de chaque cohorte

Il paraît donc vraisemblable que l'entrée en activité sexuelle coïncide pour les deux sexes avec une susceptibilité plus grande à des attaques internes ou externes. Il s'ajoute certainement chez les mâles « quelque chose » que, faute d'étude plus poussée, nous qualifions d'*élimination des jeunes mâles parvenant à maturité* par les adultes (mâles ou femelles). Rappelons que les études en nature et en terrarium d'extérieur (SPITZ, 1968) ont montré que les densités de mâles *actifs* parviennent très vite à une

limite (50 à 70 par hectare en milieu ouvert, 300 par hectare en enclos) quelle que soit la densité totale.

Les tables de survie à partir de zéro ont été aussi traduites en espérance de vie (fig. 19 et 20).

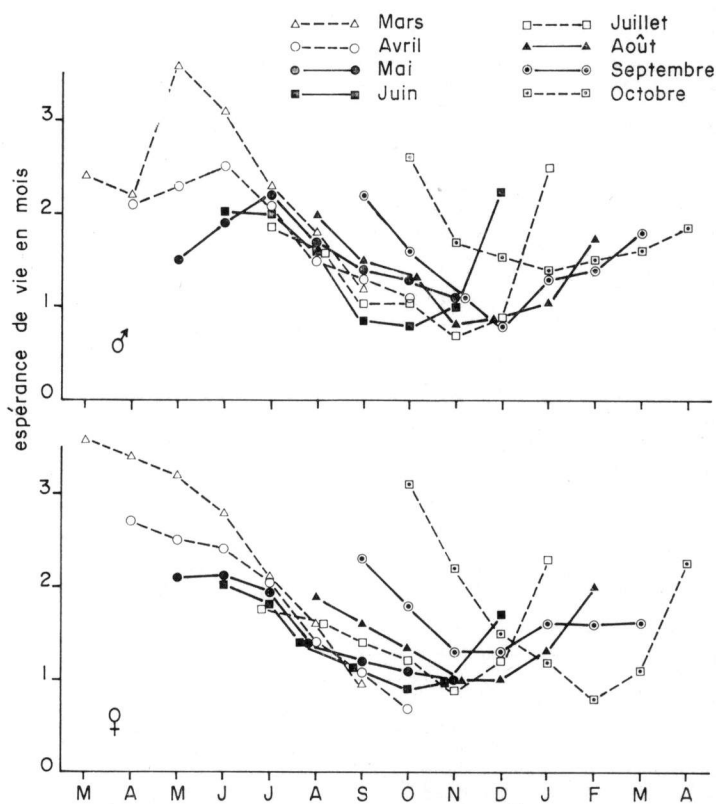


FIG. 19 et 20. — Évolution de l'espérance de vie

Les mêmes calculs de survie et de mortalité ont été effectués pour la période de février 1967 à août 1968, la plus fournie en données. Nous pouvons donc comparer les mortalités observées dans cette période aux mortalités moyennes en n'oubliant pas que la précision obtenue pour 67-68 est obligatoirement moins bonne. Les figures 21 à 28 présentent ces comparaisons. On note que les pertes *prénatales* ne sont significativement différentes de la moyenne que pour les cohortes de juillet 1967 (pertes plus élevées) et d'octobre 1967, (pertes moins élevées).

Entre 0 et 1 mois, les mortalités sont significativement plus faibles que la moyenne pour les mâles et les femelles des cohortes d'avril, mai et septembre 1967. Entre 1 et 2 mois et entre 3 et 4 mois, les mortalités des deux sexes ne s'écartent pas sensiblement de la moyenne. Entre 2 et 3 mois, seules les mortalités des femelles de la cohorte de juillet 1967 sont significativement plus faibles que la moyenne. Finalement, la plus importante divergence est celle observée pour les deux cohortes successives d'avril et mai 1967, avec des mortalités entre 0 et 1 mois beaucoup plus faibles que la moyenne. Entre autres, le pic habituel pour les mâles en juin-juillet (temps réel) est absent.

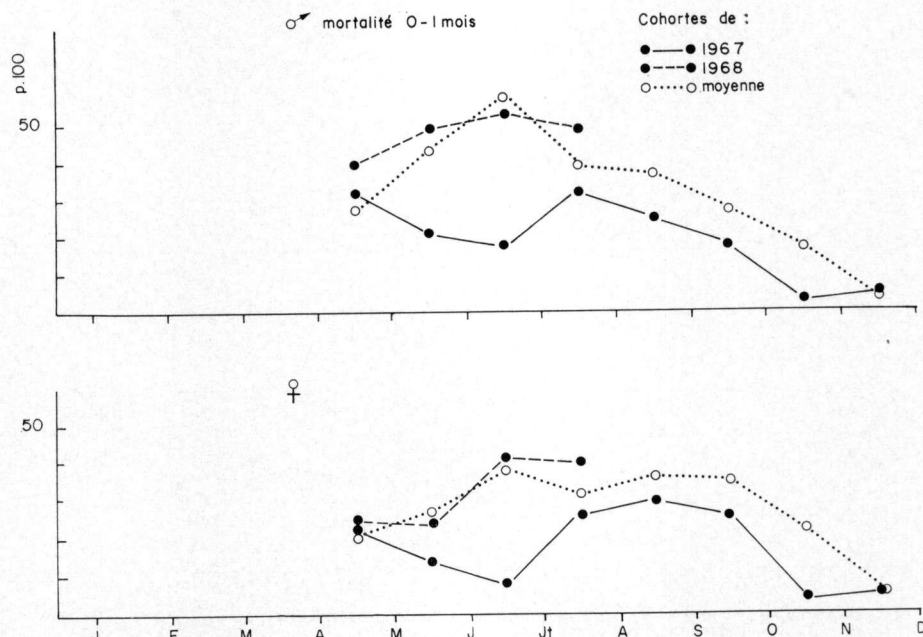


FIG. 21 et 22. — Comparaison de la moyenne générale des QMM à ceux des années 1967 et 1968 pour l'intervalle d'âge 0 à 1 mois

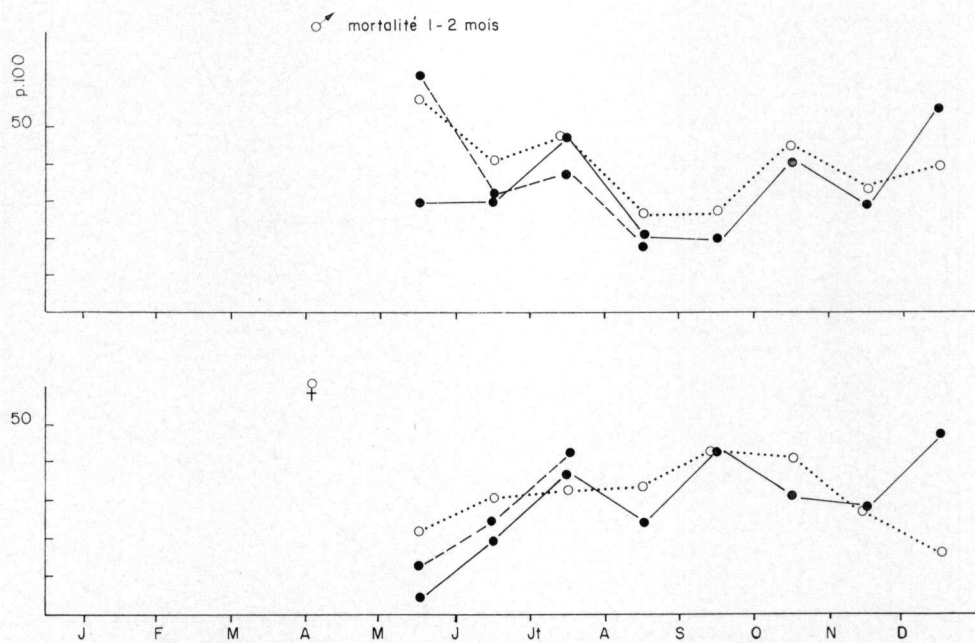


FIG. 23 et 24. — Comparaison de la moyenne générale des QMM à ceux des années 1967 et 1968 intervalle 1 à 2 mois

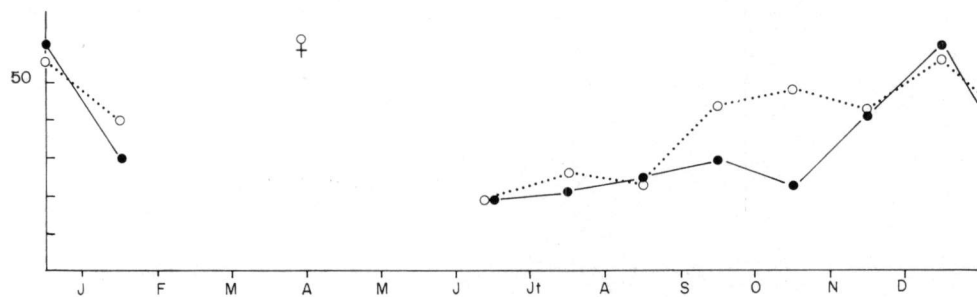
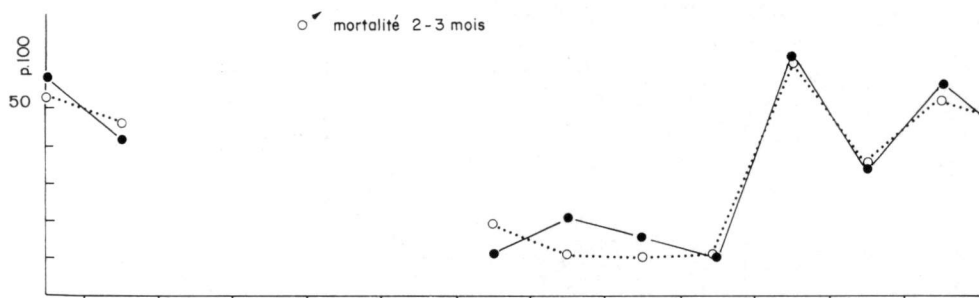


FIG. 25 et 26. — Comparaison de la moyenne générale des QMM à ceux des années 1967 et 1968 intervalle 2 à 3 mois

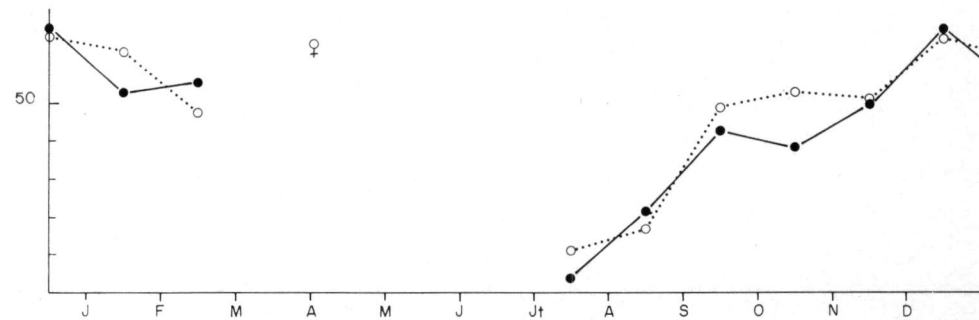
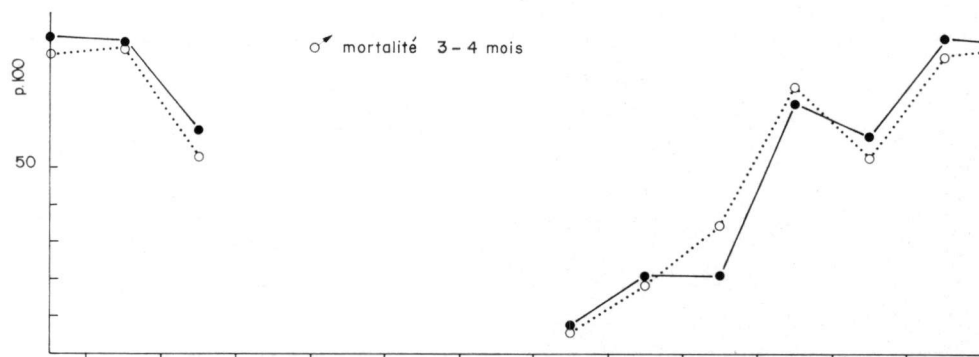


FIG. 27 et 28. — Comparaison de la moyenne générale des QMM à ceux des années 1967 et 1968 intervalle 3 à 4 mois

IV. — SYNTHÈSE NATALITÉ-MORTALITÉ : LE TAUX NET DE REPRODUCTION

A l'aide des paramètres de natalité et de mortalité exposés ci-dessus, il est possible d'évaluer combien une femelle parvenue à maturité aura de filles parvenant à maturité. Si l'on veut bien admettre que toute l'évolution numérique d'une population repose en fait sur les femelles, ce *taux net de reproduction* (TNR), s'il est supérieur à 1, indique que la population augmente et s'il est inférieur à 1, qu'elle diminue.

Le calcul de ce taux pour les Campagnols ne présente pas de grosses difficultés, à condition de classer les femelles-mères par cohorte et par âge auquel leur maturité est atteinte. C'est ainsi que nous avons distingué les femelles appartenant aux cohortes de *mars à août* ⁽¹⁾ avec un début de maturité conventionnellement fixé à 30 jours, et celles appartenant aux cohortes de *septembre et octobre* qui atteignent leur maturité en mars soit à quatre et cinq mois d'âge (les mères des cohortes de juillet et août donnent des filles dont la maturité a lieu en mars seulement). Le calcul fait intervenir l'espérance de vie à 1, 4 ou 5 mois selon le cas. Cette espérance de vie est diminuée de 15 jours pour tenir compte de la durée de la lactation : tous les jeunes mis bas doivent, dans notre hypothèse avoir le temps d'être sevrés. L'espérance de vie diminuée de 15 jours est alors divisée par la durée de gestation, ce qui donne le nombre de gestations engagées par la femelle. Connaissant le nombre moyen d'embryons par portée et la table de survie de chaque cohorte, il est alors possible d'évaluer le nombre de femelles filles vivantes à l'âge de 1, 4 ou 5 mois selon le cas. La formule ci-dessous résume le calcul.

$$\text{TNR}_i = \frac{E_i - 15}{21} \cdot b_i \cdot s_{ij} \cdot g_i$$

g_i : pourcentage de gestantes parmi les femelles dans la période considérée ;

E_i : espérance de vie (en jours) ;

f_i : nombre moyen d'embryons femelles par portée pendant la période de ($E_i - 15$) jours, considérée ;

s_{ij} : pourcentage de ces filles qui atteignent l'âge de maturité j .

Il apparaît ainsi que le taux net de reproduction varie de façon énorme au cours de l'année : il approche 5/1 pour les mères venant à maturité en mai pour tomber à 0,02/1 pour celles qui l'atteignent en septembre. On voit aussi que les femelles de l'année précédente et atteignant leur maturité en mars ont un taux de reproduction inférieur à 1, tandis que les premières de leurs filles ont le taux net de reproduction le plus élevé (fig. 29).

Dans le même esprit, on peut envisager le taux de reproduction d'une année sur l'autre (TANR) que CHIRTY et CHIRTY (1962) ont évalué pour *M. agrestis* sous le nom de « net annual rate of increase ». Ce taux indique dans quelle proportion une cohorte donnée d'une année donnée est plus ou moins importante que la cohorte

⁽¹⁾ Les cohortes sont toujours désignées par le mois de vie embryonnaire.

analogue de l'année précédente. Aucun outil mathématique compliqué n'est nécessaire puisqu'il suffit de diviser un effectif par un autre, à partir du moment où la cohorte à prendre en considération a été convenablement délimitée.

Pour les *arvalis* de Vendée, j'ai fait le calcul du TANR pour les deux populations de femelles les plus strictement définies.

- celle de mars, composée des femelles survivantes des dernières cohortes de la saison de production précédente ;
- celle de mai, composée des femelles de la première (ou des deux premières) cohortes de l'année en cours.

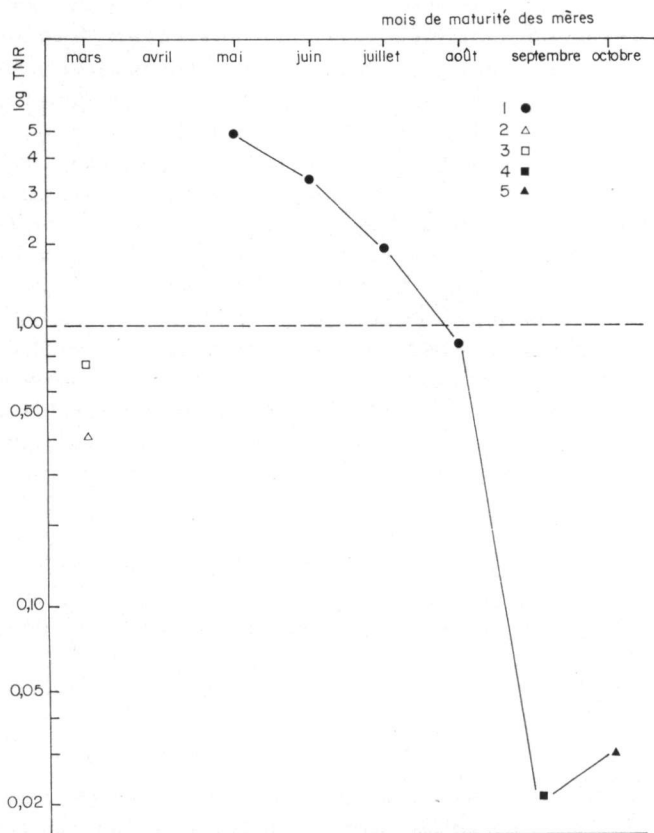


FIG. 29. — Évolution du taux net de reproduction au cours de l'année

1 : mères et filles atteignant leur maturité à 1 mois ; 2 : mères atteignant leur maturité à 6 mois, filles à 1 mois ; 3 : mères atteignant leur maturité 5 mois, filles à 1 mois ; 4 : mères atteignant leur maturité à 1 mois, filles à 6 mois ; 5 : mères atteignant leur maturité à 1 mois, filles à 5 mois.

Puisque ce travail ne nécessite pas la détermination de l'âge des animaux, nous avons pu le faire pour tous les piégeages en zone cultivée depuis 1959 (fig. 30). Le taux probable pour 1958-59, certainement très élevé, et celui de 1968-69, certainement inférieur à 1 ont été placés sur la figure à titre indicatif. On voit que le TANR est extraordinairement variable puisque les extrêmes (0,01 et 40) sont dans un rapport de 1 à 4 000 ! Il est remarquable que les taux « mai à mai » montrent une oscil-

lation de période croissante, deux ans entre les deux premiers « pics », trois ans entre le deuxième et le troisième, quatre ans entre le troisième et le quatrième. Il serait toutefois imprudent, à mon avis, d'y rechercher une loi générale du phénomène, à moins de disposer de dizaines d'années d'observation.

La moyenne géométrique des taux est voisine de 1 (0,79 pour les taux de « mars à mars », 0,84 pour ceux de « mai à mai »). Ces deux évaluations ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre ni de 1, ce qui veut dire qu'à relativement court terme (10 ans) la population de Campagnols étudiée est *stable*.

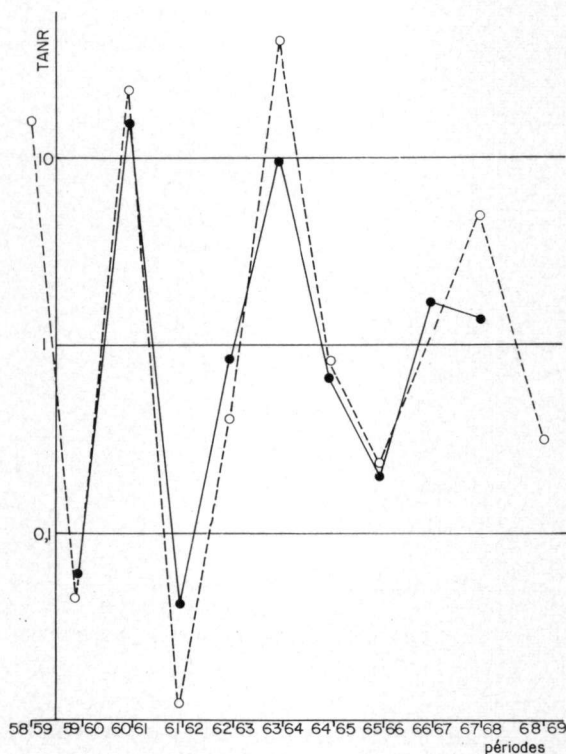


FIG. 30. — Évolution du taux annuel net de reproduction
Cercles vides : TANR de mai à mai. Cercles pleins : TANR de mars à mars
L'échelle des TANR est logarithmique

Parmi les facteurs qui peuvent jouer sur le TANR l'intervalle de temps où il n'y a aucune reproduction et pendant lequel, par conséquent, la mortalité diminue la population sans compensation, paraît l'un des plus évidents. C'est pourquoi nous avons étudié la corrélation entre le nombre de mois sans reproduction (fig. 10) et le TANR correspondant. La fig. 31 montre le diagramme obtenu en caractérisant chaque intervalle d'un an par le log du TANR et l'intervalle inter reproduction (IIR). Cette corrélation est relativement très étroite ($r = 0,93$) et correspond à la relation numérique suivante :

$$\log \text{TANR} = - 0,92 \text{ IIR} + 3,55$$

Ce résultat est important car il confirme que le rythme fondamental d'accroissement ou de diminution, c'est-à-dire l'instabilité annuelle, de la population dépend de la durée pendant laquelle pour diverses raisons, les Campagnols ne se reproduisent pas. Nous y reviendrons dans la discussion.

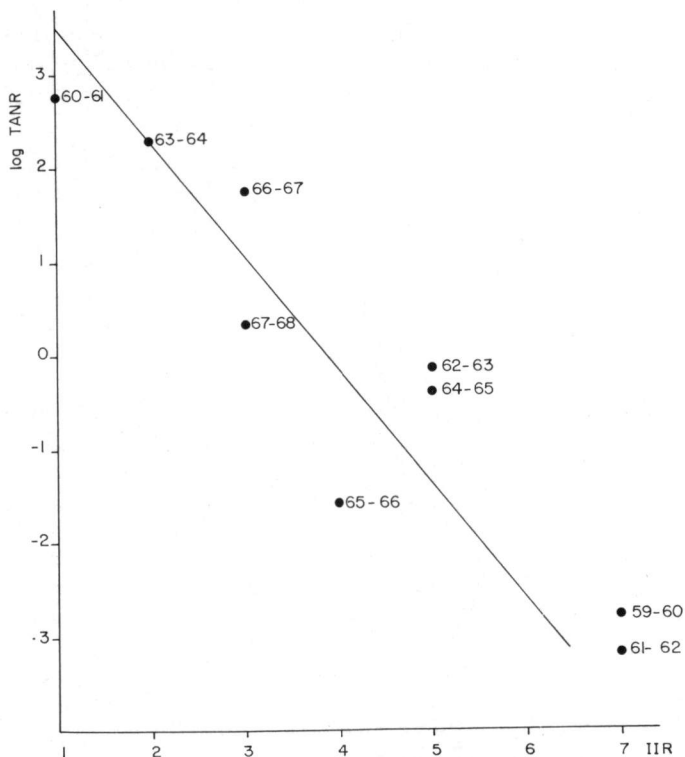


FIG. 31. — Corrélation entre le logarithme du TANR et l'IIR

V. — LES PHÉNOMÈNES DÉMOGRAPHIQUES A DIVERSES ÉCHELLES SPATIALES

1. — L'évolution parcellaire

L'étude détaillée de la démographie des Campagnols à l'échelle des quelques hectares d'une parcelle de culture, dans le cadre des conditions de calcul que nous nous sommes imposées, a demandé beaucoup d'observations. Une demi-douzaine d'expériences ont été entamées dans ce but, représentant une trentaine d'unités de piégeage, mais n'ont pu être utilisées par insuffisance de renseignements sur certains paramètres, ou par suite de façons culturales imprévues. La seule expérience retenue pour cette analyse représente à elle seule 80 unités de piégeage, ce qui n'est pas négligeable face au total général de 600 unités pour la période de 1964-1968.

La série en question concerne des piégeages effectués de février 1967 à août 1968 dans quatre parcelles de luzerne réparties sur trois des communes étudiées. Chaque

piégeage consistait en deux lignes standard dans chaque parcelle et nous les avons espacés de un ou deux mois (exceptionnellement trois) en nous efforçant de conserver une périodicité très précise à un facteur entier près.

Le but de l'expérience était de suivre le détail de l'évolution des populations dans chacune des parcelles, de les comparer entre elles, et de les comparer à l'évolution globale de toute la zone d'étude. Des différences importantes sont apparues entre ce que pouvait faire prévoir la situation à un mois donné et ce qu'on observait effectivement le mois suivant. L'interprétation de ces différences était délicate. La probabilité pour qu'il existe à une même époque des différences importantes de mortalité entre diverses parcelles de culture est faible. En effet, la façon culturale la plus dommageable pour les Campagnols est le labour. Cependant, dans les cas où nous avons pu contrôler les mortalités pendant et juste après un labour, celles-ci étaient relativement faibles (10 à 20 p. 100 de la population) et principalement causées par les chiens et goélands qui suivent la charrue. A tout autre moment, aucun fait d'observation ne soutient l'hypothèse selon laquelle une parcelle de luzerne aurait des mortalités, tantôt plus faibles, tantôt plus fortes, que la moyenne des zones cultivées.

En revanche, plusieurs observations suggèrent que l'hypothèse des *déplacements d'individus* peut être retenue pour expliquer les différences observées. Ainsi, en 1968, plusieurs individus marqués, non contrôlés dans une parcelle de luzerne juste après une coupe, y ont été retrouvés quinze jours plus tard. M^{lle} MEUNIER (1970) qui travaille en coopération avec nous sur les terrains de l'I. N. R. A. à Lusignan (Vienne) a fait beaucoup d'observations de même type. Enfin, la forme et les dimensions des parcelles, généralement des lanières de 0,3 à 3 ha (fig. 2), fait que le passage d'un certain nombre d'individus d'un milieu à l'autre ne nécessite que des déplacements de l'ordre de ceux qui ont été constatés lors de la réoccupation de surfaces dépeuplées par un piégeage (SPITZ, 1963-64).

Cette hypothèse étant retenue, la dynamique des immigrations ou émigrations à l'échelle parcellaire passe par l'évaluation de la grandeur et de la structure théorique que cette population devrait avoir un (ou deux) mois après. Ceci revient à effectuer une analyse longitudinale selon la méthode des sections successives des cohortes. Dans la pratique on calcule d'abord l'effectif théorique (par hectare) des survivants, 1 ou 2 mois après, des individus de plus de 30 jours, en utilisant les tables de mortalité de 1967-1968. On calcule ensuite l'effectif théorique des individus de plus de 30 jours qui subsisteront parmi ceux « en gestation » ou à naître dans la population observée. Si l'intervalle est d'un mois, s'il faut évaluer le nombre d'embryons passés en milieu de gestation entre 5 semaines 1/2 et 1 semaine 1/2 avant le mois d'observations. Une approximation suffisante est obtenue en multipliant par 4/3 le nombre d'embryons par hectare observé un mois avant le mois d'observations. Si l'intervalle est de deux mois on est amené de la même façon à multiplier par 4/3 d'une part le nombre d'embryons trouvés un mois avant, d'autre part le nombre d'embryons trouvés au moment du piégeage. Dans le premier cas, on en déduit le nombre de survivants à 45 jours ; dans l'autre, le nombre de survivants à 75 jours pour le premier lot d'embryons, à 45 jours pour le deuxième lot. Les effectifs des survivants mâles et femelles sont calculés en admettant un sex ratio des embryons de 1,15/1 ⁽¹⁾.

(1) Cette valeur, obtenue sur ses premiers élevages par M^{me} L. MARTINET (comm. pers.) a été légèrement diminuée en fonction des résultats suivants mais ceci n'affecte que fort peu les ordres de grandeurs que nous utilisons ici.

On obtient finalement, à partir des résultats de chaque piégeage, la description théorique, un ou deux mois après, de la population des individus de plus de 1 mois. Cette description peut être comparée à la population réellement observée, ainsi qu'il est fait sur les figures 32 à 34 qui expriment de façon imagée l'excédent ou le déficit des populations théoriques par rapport aux populations observées, soit pour tous les individus, soit pour les mâles ou les femelles seulement. Comme on l'a vu plus haut, le nombre de captures fournies par une ligne standard peut varier de 1 à 2 au moins pour une densité moyenne donnée. C'est pourquoi sur ces figures, les déficits ou excédents de l'effectif théorique par rapport à l'effectif observé n'ont été considérés comme significatifs que s'ils dépassent -50 p. 100 ou $+100$ p. 100. L'hétérogénéité de répartition est encore plus accentuée si l'on considère les sexes séparément : aussi les déficits ou excédents ont-ils été considérés comme significatifs au-delà de -75 p. 100 et de $+300$ p. 100.

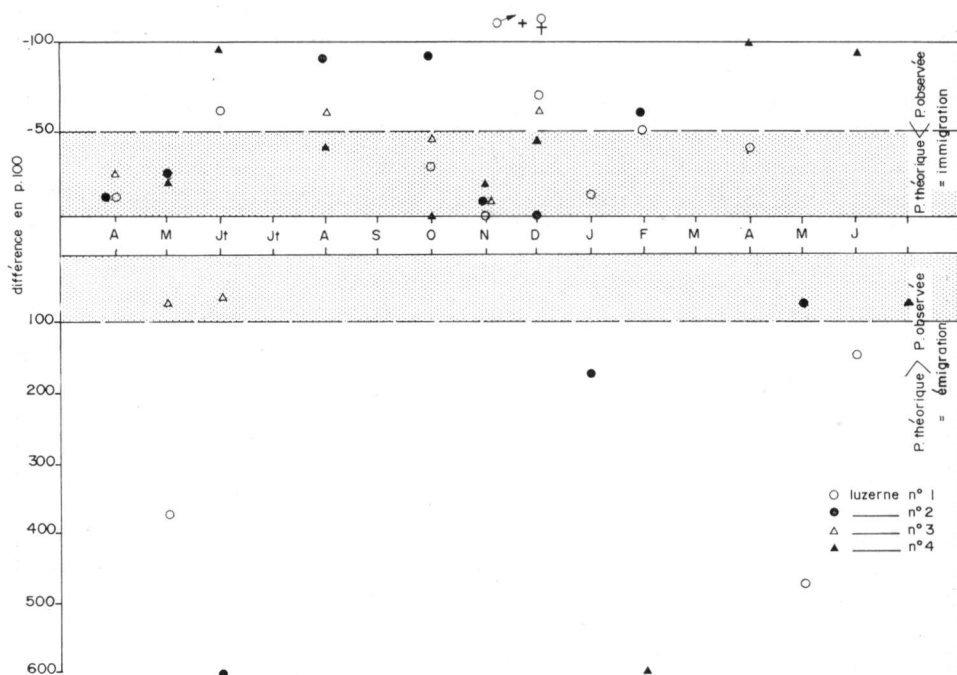


FIG. 32. — Différence par excès ou par défaut entre les populations théorique et observée (mâles et femelles ensemble)

Deux phénomènes seulement semblent bien synchronisés dans toutes les parcelles : en décembre l'écart entre population théorique et population observée est extrêmement faible et en janvier il y a une immigration de mâles (significative dans deux parcelles sur quatre). Tous les autres phénomènes paraissent inconstants : ainsi une forte émigration de mâles est notée en juin 67 dans trois parcelles, mais dans une seule en juin 1968. De façon plus globale, toutes les parcelles présentent une phase d'immigration au cours du second semestre, deux d'entre elles (1 et 4) en juillet, les deux autres en septembre ou plus tard. Pour les femelles, aucun phénomène de portée générale n'apparaît.

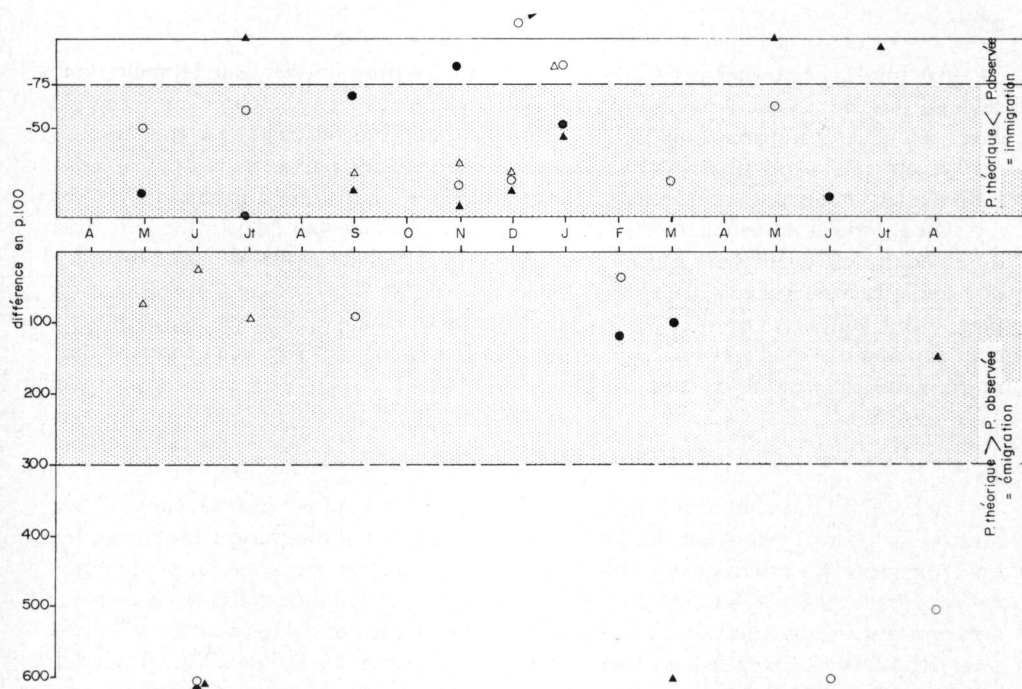


FIG. 33. — Différence par excès ou par défaut entre les populations théorique et observée (mâles seulement)

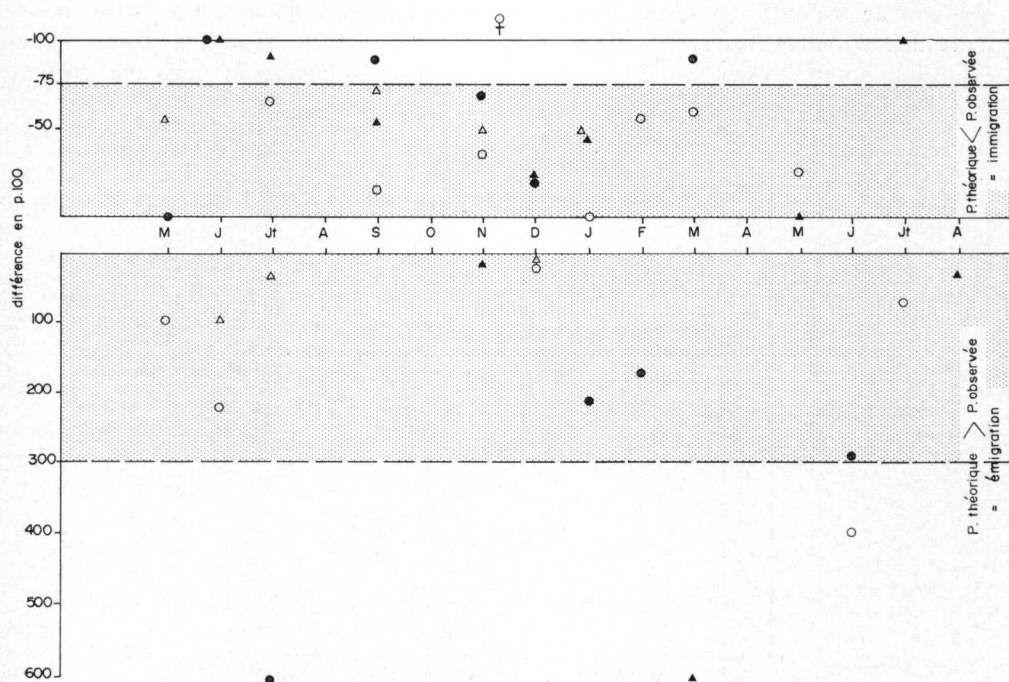


FIG. 34. — Différence par excès ou par défaut entre les populations théorique et observée (femelles seulement)

Au total, si l'on met à part l'évolution en décembre-janvier, sur laquelle nous reviendrons, la dynamique immigration-émigration à l'échelle parcellaire semble obéir à un déterminisme *local* ; chaque parcelle traverse des phases « émettrices » et « réceptrices » qui traduisent l'effet de l'ensemble des populations des parcelles limitrophes et des milieux-lisières : bandes herbeuses, lignes de Tamarix.

On aborde là un problème déroutant, qui nécessiterait pour sa solution le travail d'une équipe de chercheurs spécialisés. En effet, les déplacements à longue distance des animaux ne sauraient être abordés par les méthodes classiques, car les réseaux de pièges sont toujours trop petits. Une nouvelle méthodologie est à créer. Le présent travail n'apporte que des preuves indirectes, mais elles ne permettent la connaissance ni du mécanisme ni des causes.

2. — Démographie à l'échelle locale

A l'échelle d'un réseau de piégeage destiné aux captures et recaptures, il est illusoire de chercher un reflet de la dynamique émigration-immigration de la parcelle : l'hétérogénéité à l'intérieur de celle-ci est trop grande. En revanche on peut tenter de voir dans quelle mesure le taux de disparition des individus *marqués* correspond aux mortalités moyennes du moment et de la région. Cette comparaison a été faite pour deux séries de piégeage en Vendée : dans une luzernière étudiée d'avril à décembre 64, et dans un pré salé étudié de 1965 à 1968. On avait dans les deux cas, une certitude presque complète que la totalité des individus piégeables était prise au moins une fois à chaque piégeage. Le quotient de mortalité probable, soustrait du quotient de disparition observé, nous donne un « quotient de dispersion » correspondant aux individus sortis de la zone d'action du piégeage. La figure 35 montre les évolutions observées. On y a joint des résultats du même ordre obtenus dans une luzer-

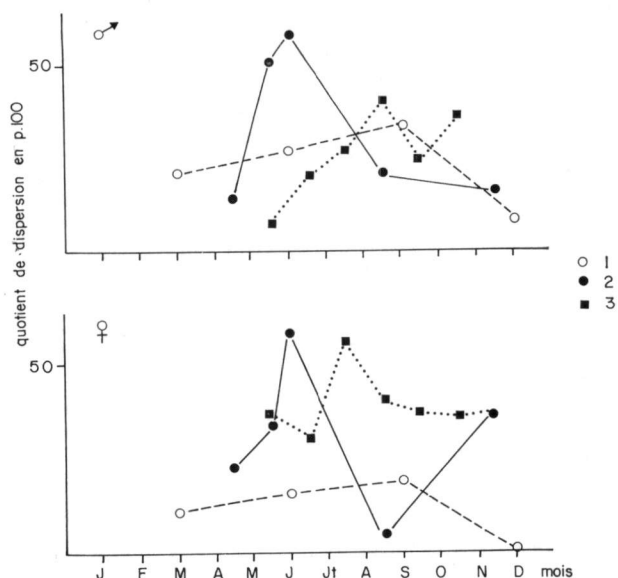


FIG. 35. — Évolution saisonnière du quotient de dispersion pour trois populations marquées
1 : prés salés Vendée ; 2 : luzernière Vendée ; 3 : prairie Lusignan

nière de la Vienne. Constatation générale, le « quotient de dispersion » est toujours important, sauf des variations locales. On constate aussi qu'il n'y a pas de différence nette entre ce qui se passe dans la luzernière de Vendée (900 m² piégés) et celle de Lusignan (7 000 m² piégés) alors qu'on se serait attendu à un « quotient de sortie » d'autant moins élevé que la surface piégée est plus grande. Enfin la seule valeur très basse pour les deux sexes a été observée pour les piégeages de décembre (prés salés seulement).

Le phénomène de dispersion, au niveau local, traduit le fait qu'un individu change la position de sa zone de déplacement instantanée. Il n'est pas forcément en relation avec les phénomènes de migration à l'échelle parcellaire. On peut toutefois supposer que les deux phénomènes sont généralement liés, puisque l'ordre de grandeur des déplacements « migratoires » dont nous posons l'hypothèse (100 à 200 m) n'est pas très différent de la limite supérieure des déplacements qui étaient observables dans le réseau de 7 000 m² (environ 120 m). On notera aussi que décembre paraît un mois « calme » pour les deux phénomènes.

3. — Synthèse des notions de migration, dispersion et déplacements normaux

Au cours de travaux qui font l'objet d'autres publications (SPITZ, 1970 ; SPITZ *et al.*, 1974), les variations de la distance conventionnelle nommée « distance moyenne entre les recaptures successives » ou DRS ont été étudiées chez *M. arvalis*. Cette distance conventionnelle sert en quelque sorte à caractériser les déplacements « normaux » d'un animal. La figure 36 montre qu'il y a un minimum général d'octobre à janvier. Or la phase d'immigration des mâles (fig. 33) dans les luzernières avait

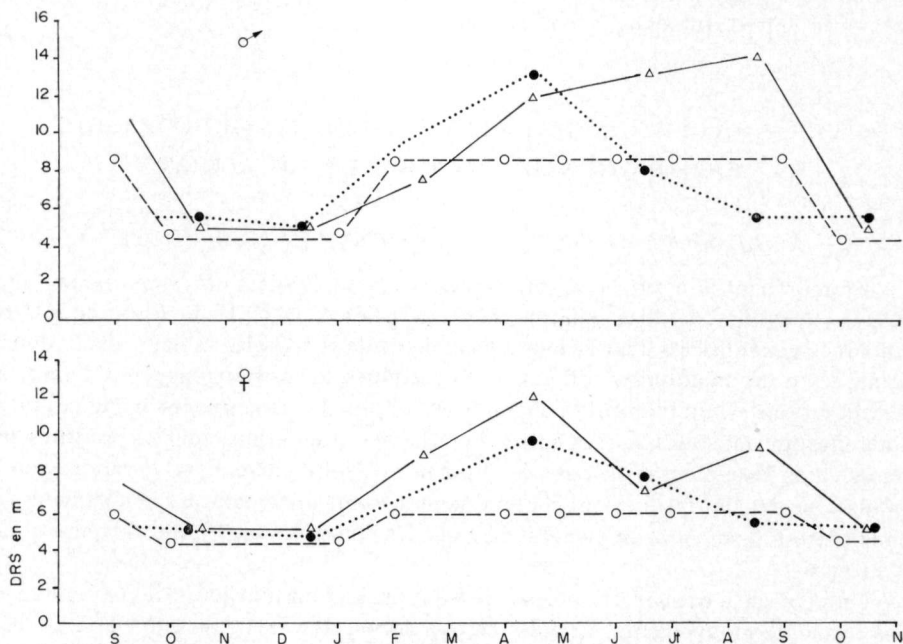


FIG. 36. — Évolution saisonnière de la valeur de DRS

Cercles vides : luzernières Vendée. Triangles : prés salés Vendée. Cercles pleins : prairie Lusignan

lieu en janvier *avant* l'augmentation de la DRS (la DRS de janvier 68 a précisément été vérifiée dans l'une de ces quatre luzernières). Il n'y a donc sans doute pas de liaison directe entre la dynamique des migrations et l'évolution des DRS. En revanche, l'évolution du taux de dispersion paraît relativement parallèle à celles des DRS, dans le milieu que nous avons étudié le plus longtemps : les prés salés.

En conclusion, nous pouvons émettre les hypothèses synthétiques suivantes :

— la DRS caractérise l'utilisation par l'individu d'une certaine partie de son domaine vital pendant un bref laps de temps (quelques jours : durée d'un piégeage). Cette partie peut être nommée *zone de déplacement instantanée* (SPITZ, 1970). L'individu peut d'ailleurs utiliser au même moment d'autres parties de son domaine vital (BELLIER, 1974). Ceci donne à la DRS et à la ZDI un caractère *conventionnel* qui en limite l'utilisation à des piégeages très standardisés ;

— le taux de dispersion locale est lié à la DRS dans la mesure où celle-ci dépend finalement de la taille du domaine vital et de la proportion de celui-ci couverte par la (ou les) ZDI ;

— l'immigration ou l'émigration, au moins au niveau parcellaire, correspond soit aux déplacements de la ZDI à l'intérieur du domaine vital, soit à un changement complet de la position de celui-ci. On peut d'ailleurs admettre avec HOWARD (1960) que, pendant leur « voyage », les individus sont peu capturables et pas du tout recapturables, ce qui les différencie de l'échantillon « sédentaire » sur lequel sont calculées les DRS. Ce fait indique une certaine indépendance entre le paramètre « DRS » et les migrations. Au contraire, on peut relier celles-ci au phénomène d'occupation des places vides par des Campagnols venant de loin (SPITZ, 1963-1964). Dans les deux cas, une certaine proportion des animaux change de domaine vital, sans relation apparente avec leur statut dans la population.

VI. — ÉVOLUTION DES ÉLÉMENTS DE LA DÉMOGRAPHIE EN FONCTION DU BIOTOPE ET DU CLIMAT

I. — Évolutions comparées des populations dans les divers biotopes

En reprenant la figure 8, où sont représentées les densités moyennes pour chaque biotope par groupe de deux mois successifs (appelés A, B, C, D, E, F) on note la ressemblance générale des fluctuations saisonnières dans tous les milieux mais, dans le détail, il y a de nombreuses différences et certaines dispositions suggèrent l'existence de « migrations » d'un biotope à l'autre. Ainsi à la fin de 1963, une forte augmentation se manifestait dans les luzernes entre D et E, avec stagnation dans les bordures herbeuses. Puis l'augmentation dans les luzernes ralentit entre E et F tandis que les populations des bordures et des chaumes augmentent fortement. Ce mouvement s'atténue entre F 63 et A 64 en même temps que les densités augmentent fortement dans les luzernes.

On peut ainsi dresser un tableau, présentant les plus marquées de ces divergences sous forme de mouvements *possibles* de population d'un type de parcelle à un autre (tabl. 3). Ces « migrations » apparaissent extrêmement variées, et sont très loin de suivre un cycle régulier entre les milieux travaillés et non travaillés. Il est permis de

TABLEAU 3

Direction de la résultante positive des mouvements de Campagnols d'un biotope à un autre

Intervalles	1963	1964	1965	1966	1967	1968
A-B			Bordures → Luzernes			
B-C	Bordures → Luzernes		Luzernes → Cultures		Luzernes → Bordures Cultures	
C-D		Luzernes → Cultures	Cultures Luzernes → Bordures			Luzernes → Cultures
D-E			Luzernes Bordures → Chaumes	Bordures → Luzernes		
E-F	Luzernes → Bordures Chaumes		Bordures Chaumes → Luzernes		Bordures Chaumes → Luzernes	
F-A	Bordures Chaumes → Luzernes	Luzernes → Bordures Chaumes		Luzernes → Chaumes	Luzernes Chaumes → Bordures	

penser que ces résultats d'ensemble caractérisent non pas des mouvements de transhumance générale entre milieux, mais plus simplement la résultante de tous les mouvements locaux entre parcelles. Seuls les terrains récemment labourés semblent avoir un caractère constamment *émetteur*, au sens où nous avons employé plus haut ce terme. Leurs populations sont les « résidus » de celles des chaumes qui ont été labourés, les individus quittant sans doute progressivement ce type de milieu pour les biotopes enherbés voisins.

Les caractères de la *reproduction* montrent, comme il a été indiqué précédemment, que le cycle saisonnier du nombre d'embryons par portée varie beaucoup entre les *digues*, les *prés salés*, et les *terres cultivées*. A l'intérieur de ces dernières, en revanche, il n'y a pas de différence significative entre les *luzernes* d'une part, les *terres travaillées* de l'autre (fig. 11). Les *labours* se classent à part de tous autres milieux en ce que la reproduction y est pratiquement nulle. Il peut s'y trouver des mâles actifs, mais jamais de femelles gestantes ou allaitantes.

2. — Analyse des relations entre données climatiques et démographiques

a) Introduction.

Les précédents chapitres ont montré un certain nombre de relations existant entre les paramètres démographiques. La plus spectaculaire fait dépendre le taux annuel net de reproduction du nombre de mois sans reproduction. Mais ces divers paramètres sont-ils liés au milieu global et, si oui, comment?

La réponse à cette question ne peut être apportée par le simple examen des courbes caractérisant l'activité reproductrice ou la survie en fonction du biotope et de la saison, car toutes les variables en cause sont plus ou moins interdépendantes. Il nous faut donc utiliser des méthodes d'analyse multidimensionnelle, qui permettent d'opérer une classification dans un nuage de points situé dans un espace à autant de dimensions qu'il y a de variables.

Les analyses multidimensionnelles calculent, et rangent par ordre d'importance, les principaux axes d'allongement du nuage de point, axes appelés facteurs. Elles calculent en outre les coordonnées de chaque point sur ces axes. Le calcul est fait aussi bien pour le tableau « i observations caractérisées par j variables » que pour le tableau « j variables caractérisées par i observations ». Ceci permet d'obtenir à volonté la représentation simultanée des variables et des observations sur l'un quelconque des plans définis par deux des axes principaux. Dans la pratique ce calcul est assimilable à celui d'un *moment d'inertie*. Chaque facteur représente une certaine part de l'inertie totale du nuage et cette part exprimée en pourcentage est appelée « inertie » ou « variabilité » extraite par tel facteur. On peut en déduire par appréciation visuelle la correspondance entre variables, entre observations, et entre variables et observations. Enfin il est fréquemment possible de donner aux facteurs une signification qui correspond à une cause de variation non introduite directement parmi les variables (voir BENZECRI, 1973).

R. TOMASSONE, du service de Biométrie du C. N. R. Z. m'a conseillé de traiter ce problème par l'*analyse factorielle des correspondances* (ESCOFFIER-CORDIER, 1969 ; TOMASSONE, 1972). La méthode a le gros avantage d'être utilisable non seulement avec des variables *numériques*, mais aussi avec des variables *logiques*, c'est-à-dire

des variables dont les valeurs sont les réponses « oui » ou « non » à une question. Les deux analyses exposées ci-dessous ont été traitées sur l'ordinateur IBM 360-50 du C. T. I. de Jouy en Josas.

b) *Premier type d'analyse : classification des situations démographiques mensuelles dans les polders cultivés.*

Le tableau analysé comporte 116 lignes correspondant à 116 mois d'observations (avril 1959 à novembre 1968) et 14 colonnes représentant les valeurs numériques de 7 paramètres climatiques et démographiques (moyennes des températures maximales et des températures minimales, durée de l'insolation, hauteur des précipitations, densité des populations, pourcentage de femelles qui sont gestantes, nombre d'embryons par portée) pour le mois en cours et pour le mois précédent.

L'utilisation des variables numériques et leur double présentation pour chaque observation (mois précédent, mois en cours) ne facilite pas l'examen des graphiques. Toutefois, la disposition des observations sur les graphiques est tout à fait remarquable. Le premier facteur extrait 59 p. 100 de l'inertie totale, le 2^e facteur 14,5 p. 100, le 3^e facteur 8,5 p. 100. Le graphique 1 × 2 montre la séparation des observations en quatre ensembles qui peuvent être encore subdivisés en fonction du 3^e facteur (fig. 37). Cette séparation suggère que l'évolution climato-démographique est ponc-

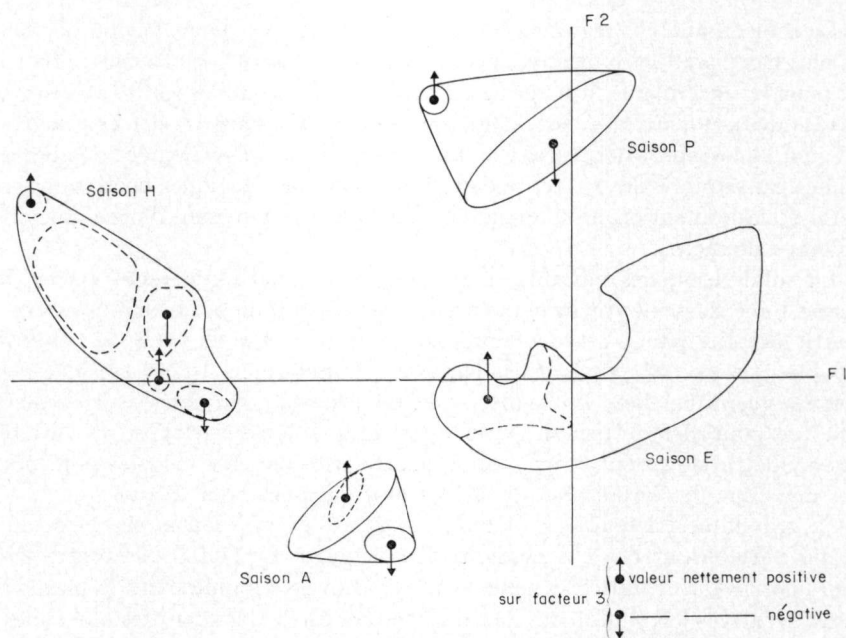


FIG. 37. — Graphique réalisé sur le plan des deux premiers facteurs pour la première analyse factorielle

Explication dans le texte et sur la figure

tuée par des changements brusques. Il est possible d'interpréter le passage du groupe H au groupe P par l'apparition des gestations. Le passage du groupe P au groupe E par l'apparition des jeunes de l'année. Le passage de E à A par la fin des gestations.

Le saut de A à H est plus difficile à comprendre : il peut correspondre à l'homogénéisation de la taille des individus (paramètre non introduit dans l'analyse). Les années diffèrent entre elles par leur situation dans ces quatre groupes. Les années à maximum précoce de population (1961, 1964) se signalent par leur mois de janvier dans le groupe P ou même E, de même la participation au groupe A des années 1959 et 1961 se fait dès le mois d'août ou septembre. Mais il n'est pas facile de voir en quoi les années « faibles » ou « moyennes » diffèrent entre elles. Par exemple, la disposition des points depuis octobre 59 jusqu'à mars 60 est la même que celle d'octobre 61 à mars 62, et pourtant l'évolution ultérieure de ces deux années a été très différente. Il faut pousser plus loin dans le détail : on s'aperçoit alors qu'à l'intérieur du groupe E, les années 60 et 62 diffèrent d'abord par un décalage chronologique jusqu'en juillet-août (62 étant plus tardive d'un mois), puis divergent complètement.

Cette analyse laisse donc espérer une certaine prévision des situations agronomiquement dangereuses. Une telle prévision pourrait être opérée par une fonction discriminante utilisant les variables de notre passage n° 4. Nous avons bon espoir de mettre cette fonction au point grâce au travail intensif actuellement réalisé sur le terrain dans les Deux-Sèvres par M. GAILLETON (Protection des Végétaux, Niort).

c) *Deuxième type d'analyse: classification des situations démographiques bimestrielles par biotope.*

Le tableau analysé regroupe les données disponibles, pour chacun des biotopes cités plus haut, pour les bimestres successifs à partir d'avril 1963 (bimestre B de 1963). Sauf pour les luzernières, il manque un certain nombre de bimestres d'observations (dans les deux premières années pour tous les milieux, dans les deux dernières pour les digues et les prés salés). Aussi le tableau comporte-t-il seulement 209 lignes. Les colonnes au nombre de 77, représentent des variables logiques décrivant le climat général et la population de Campagnols pour chaque bimestre d'observations dans un biotope donné.

La subdivision des variables numériques en variables logiques correspondant chacune à une classe de valeur permet d'obtenir des graphiques bien plus intéressants. L'inertie extraite par le 1^{er} facteur représente 11,3 p. 100 au total, le 2^e extrait 7,4 p. 100, le 3^e 5,9 p. 100. Ces valeurs paraissent faibles, mais il faut considérer qu'une symétrie sphérique dans les analyses du 2^e type (14 variables) correspondrait à 7,2 p. 100 pour chaque facteur, tandis que dans celles du 3^e type (77 variables) la même symétrie donnerait 1,3 p. 100 à chacun. Les facteurs calculés pour ces deux types ont donc des importances relatives pratiquement équivalentes.

Le graphique Facteur 1 $\times$ Facteur 2 (fig. 38 et 39) montre une large distribution des variables et des observations dans le plan. Le facteur 1 montre dans ses valeurs positives l'évolution des pluies moyennes vers les pluies très faibles, dans ses valeurs négatives l'évolution des densités très faibles vers les densités moyennes. Pour le facteur 2 on a, dans les valeurs négatives, l'évolution des pluies moyennes vers les pluies abondantes et, sur l'ensemble des valeurs, l'évolution des densités moyennes aux densités très fortes. L'évolution de l'ensoleillement est très frappante, car son axe suit *grosso modo* la bissectrice des deux axes de coordonnées. La dispersion des mois d'observations montre trois concentrations principales ; l'une en haut à gauche groupant surtout les bimestres B, l'autre en bas à gauche avec les F et les A, la dernière à droite avec les C, les D et les E. Dans la zone centrale de part et d'autre de

l'axe 1 se trouvent un certain nombre de points dispersés. En allant plus dans le détail de la répartition des points-bimestres pour les biotopes « terrestres » (à l'exclusion des prés salés), on aperçoit, pour chacun d'eux, des concentrations dont la combinaison par affinité (bimestres ou groupes de bimestres identiques) conduit à répartir la totalité des points en cinq sous-ensembles numérotés de 1 à 5 (fig. 38). A l'intérieur

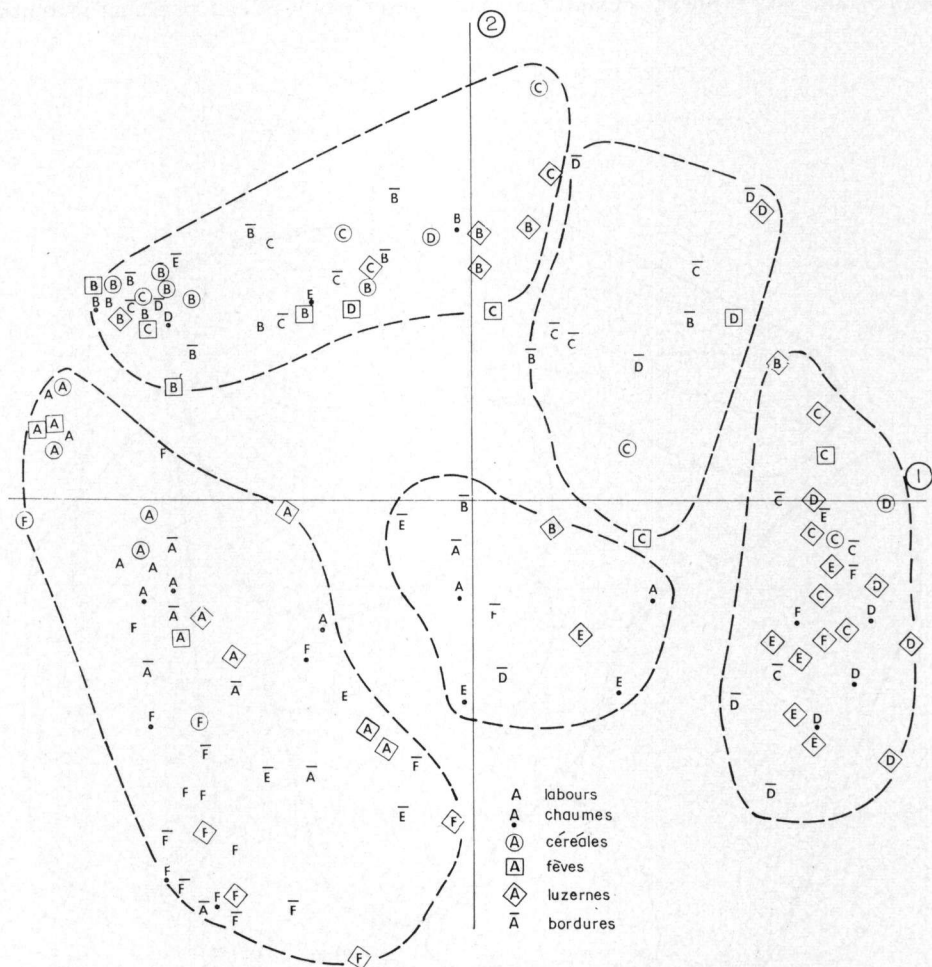


FIG. 38 a. — Plan des deux premiers facteurs pour la deuxième analyse
Répartition détaillée des points d'observation pour une partie des biotopes

de chacun d'eux, les points correspondant à un biotope donné occupent en général une zone privilégiée mais la séparation n'est vraiment nette que pour les *cultures* dans le sous-ensemble 2 et pour les *digues* dans le sous-ensemble 4. Pour les prés salés, la majorité des points sont dispersés dans le quart en haut à droite du plan, à l'intérieur d'une zone (entourée de tirets sur la fig. 38) approximativement centrée sur le sous-ensemble 2 ; quelques points « prés salés » se trouvent dans le 1^{er} et le 5^e sous-ensemble.

La répartition des points d'après leurs coordonnées sur le facteur 3 montre que celui-ci est lié presque uniquement à l'évolution saisonnière du nombre d'embryons par portée et secondairement à certains autres caractères de la reproduction. Il est tout à fait remarquable que l'évolution du nombre d'embryons liée à une périodicité saisonnière régulière, apparaisse, par la définition même de ce type d'analyse, comme *indépendante* des éléments climatiques matérialisés par les deux premiers facteurs.

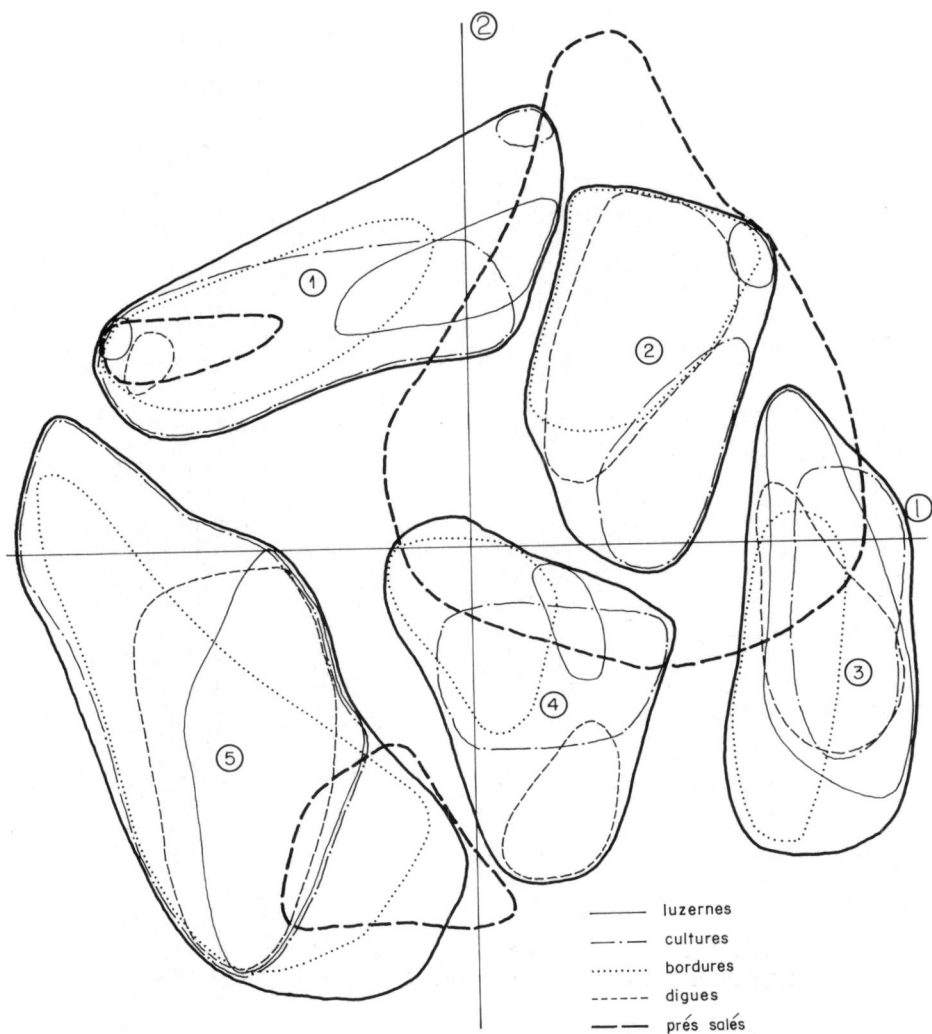


FIG. 38 b. — Plan des deux premiers facteurs pour la deuxième analyse
Contour des nuages de points pour tous les biotopes

Ceci suggère que les facteurs 1 et 2 traduiraient plutôt les « écarts à la normale » au sens des météorologues, tandis que le 3^e facteur représenterait la rythmicité profonde des saisons. Cela étant, il nous est possible de caractériser chacun des sous-ensembles 1 à 5, définis dans le plan des deux premiers facteurs (fig. 40).

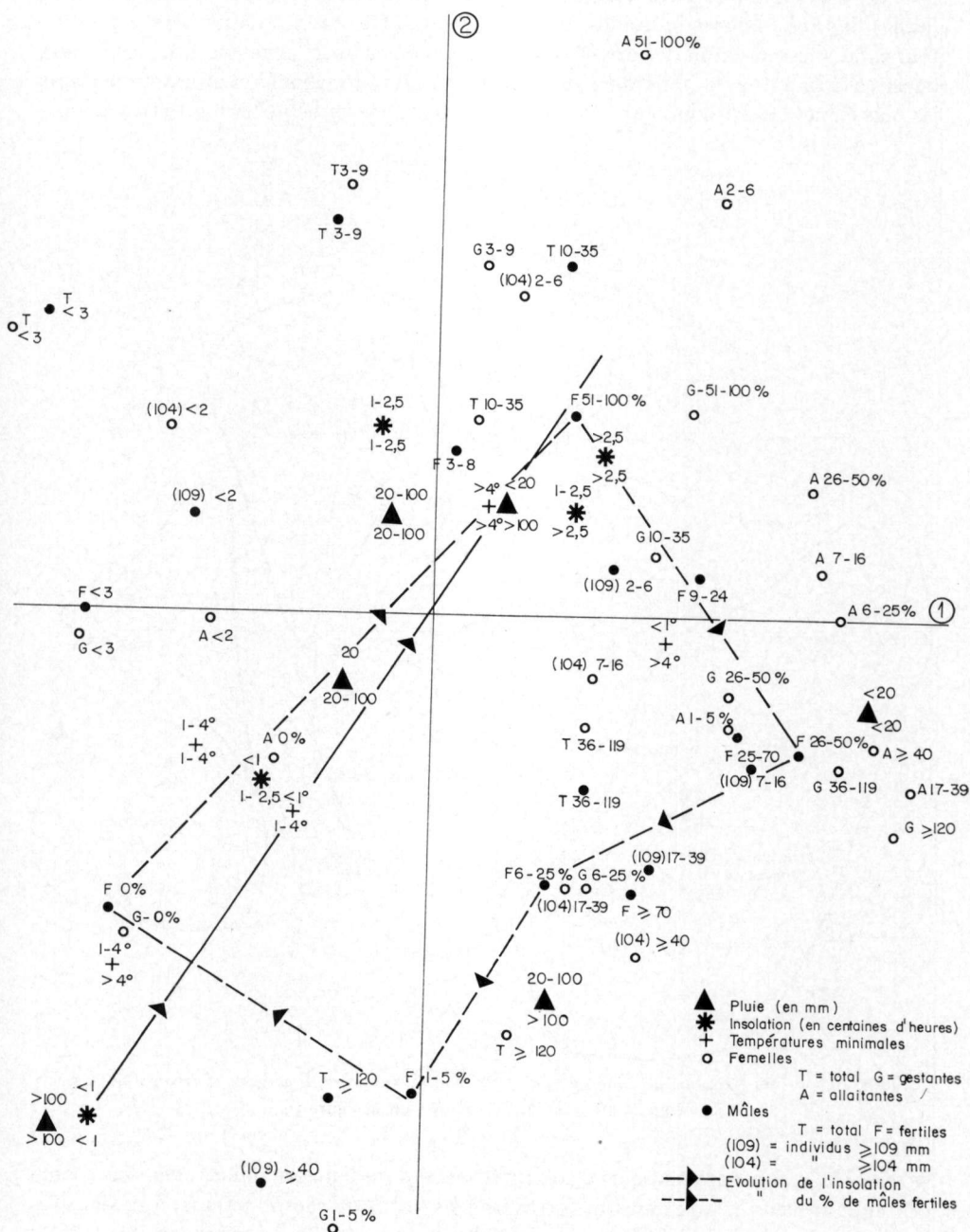


FIG. 39. — Plan des deux premiers facteurs, répartition des variables

Pour les variables climatiques,
le chiffre en dessous du signe concerne l'un des deux mois du bimestre,
le chiffre en dessous l'autre mois

Le sous-ensemble 1 coïncide avec les durées d'ensoleillement moyennes, les plus faibles densités de gros individus, les pourcentages très faibles d'animaux reproducteurs. Le sous-ensemble 2 correspond aux ensoleillements forts ou très forts, aux densités faibles de gros individus, aux densités faibles à moyennes et aux pourcentages les plus élevés de reproducteurs. Le sous-ensemble 3, très proche des pluies très faibles,

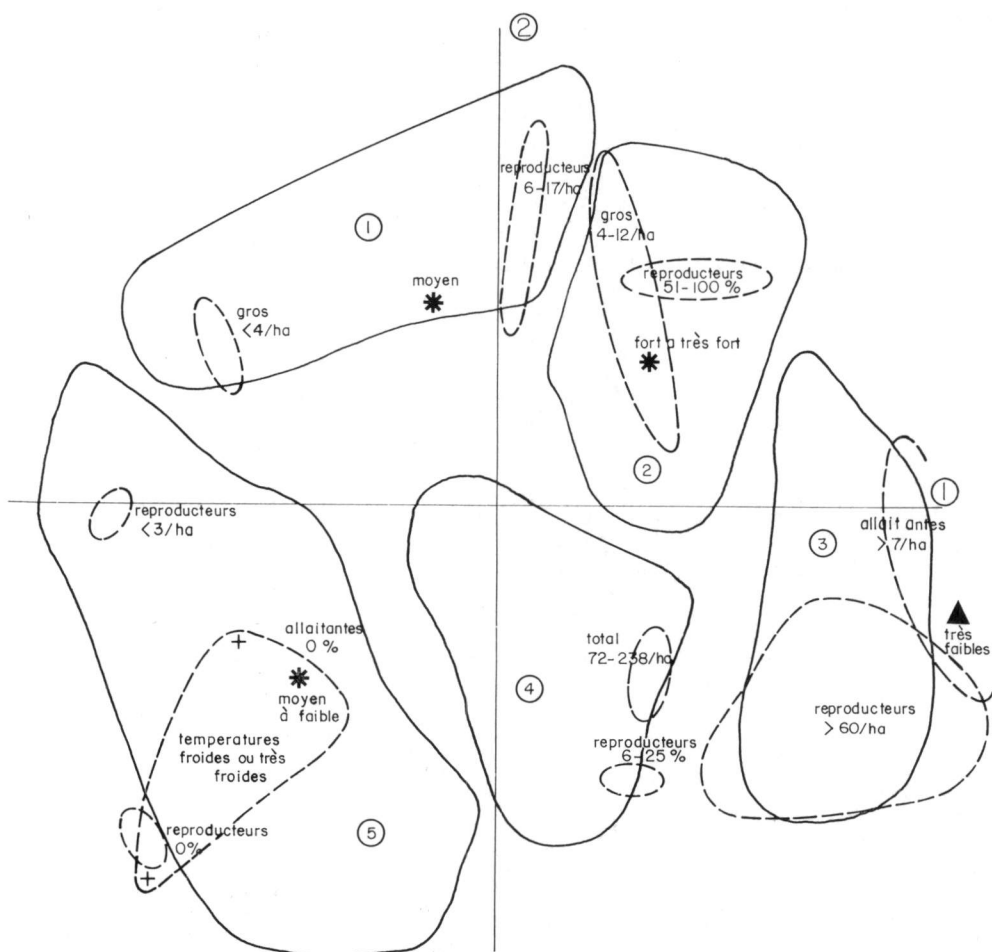


FIG. 40. — Caractérisation des cinq sous-ensembles par des variables climatiques et démographiques
Signification des signes comme sur la figure 39

se superpose aux pourcentages et densités élevées de femelles allaitantes, aux pourcentages moyens et aux densités fortes ou très fortes de reproducteurs, aux densités moyennes de gros individus. Le sous-ensemble 4 est caractérisé par les densités totales fortes, les pourcentages faibles de reproducteurs, les densités moyennes ou fortes de gros individus. Le sous-ensemble 5 est proche des pluies abondantes et caractérisé par les températures froides ou très froides, les ensoleillements faibles, les densités très faibles et les pourcentages quasi nuls de reproducteurs et d'allaitantes.

Le tableau 4 résume la position de bimestre en bimestre de chacun des biotopes. Si l'on rapproche ce tableau de celui qui indiquait le caractère « émetteur » ou « récepteur » de chaque biotope pour chaque bimestre (tabl. 3), un certain nombre de coïncidences apparaissent :

- le passage de la position 1 à la position 2 ou 3 correspond à une situation neutre ou réceptrice ;
- le passage de la position 5 à la position 1 correspond à une situation neutre ou émettrice ;
- le maintien dans les positions 3 et 5 correspond à des situations surtout émettrices, parfois neutres, rarement réceptrices ;
- les autres changements de positions correspondent à des situations diverses, ou sont trop peu fréquents pour permettre d'en juger.

TABLEAU 4

Bimestre	Luzernes	Céréales	Fèves	Chaumes	Labours	Bordures	Tamarix
1963 { B C D E F	1 1 2 3 3			1 1 3	5	1 1 2 1 3	1 1 1 3 4
1964 { A B C D E F	5 3 3 3 4 5	1 1 3	1	5 5	5 5	4 2 5	4 2 4 5
1965 { A B C D E F	5 4 3 3 3 5	5 1 3 5	3	5 3 4 5	 5 5	5 1 3 3 5 5	5 2 3 3 5 5
1966 { A B C D E F	5 1 3 3 3 5	5 1 1 1	5 1 1 1	5 1 1 1 4 5	5 1 1 1 5	5 1 2 2 4 5	5 1 1 2
1967 { A B C D E F	5 1 1 3 3 5	5 1 2 5	5 1 2	4 3 5	5 1 5	5 1 3	5 4 2
1968 { A B C D	5 1 3 3	5 1 1	5 1 2	4 1 3	5 1	5	

d) Conclusion.

En conclusion pratique, les milieux semblent être « émetteurs » presque uniquement lorsqu'ils sont en position 3 ou 5, ce qui correspond soit à des populations fortement reproductrices, soit à des populations denses non reproductrices se dispersant

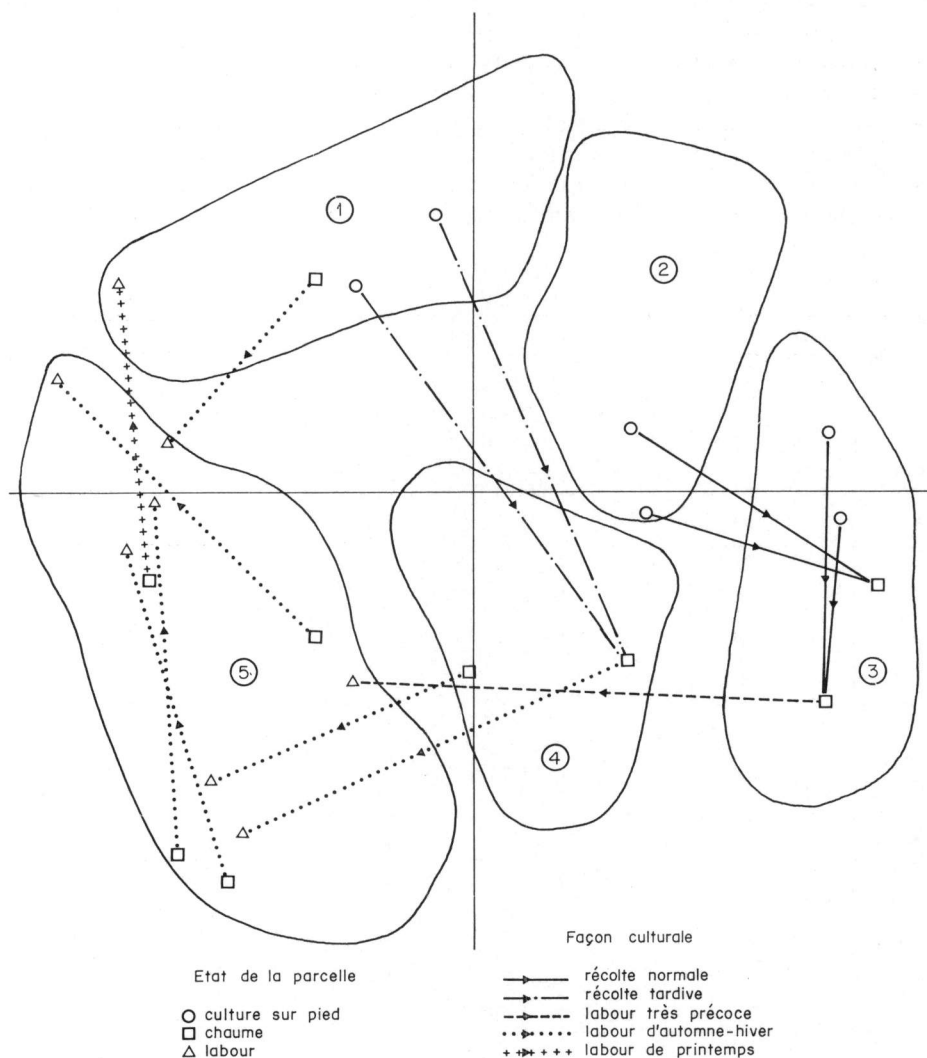


FIG. 41. — Sur le graphique des deux premiers facteurs, représentation des « sauts » provoqués par les façons culturales

vers d'éventuels milieux plus favorables à l'occasion de certaines anomalies météorologiques (par exemple : pluies très abondantes). On se souviendra à ce propos que les labours sont toujours « émetteurs » et qu'ils oscillent ici constamment entre les positions 5 et 1, constituant d'ailleurs le seul milieu qui soit « émetteur » en position 1. La récolte des céréales ou des féveroles, c'est-à-dire le passage au stade chaume, se

traduit par une évolution nulle (passage de 3 à 3 ou de 1 à 1) ou même progressive (passage de 1 à 4, de 1 à 3, de 2 à 3) (fig. 41). Au contraire, le labour de ces chaumes se traduit toujours par une évolution régressive (passage de 3 à 5, de 4 à 5, de 5 à 1, de 4 à 1) ou nulle dans la zone du plan correspondant aux situations les plus « faibles » (5 à 5, 1 à 1).

En comparaison des résultats des analyses du *premier type*, la caractérisation des années « faibles » et « fortes » pour les divers biotopes considérés séparément est encore plus difficile. L'année « forte » 1964 se caractérise surtout, dans les polders cultivés, par le bimestre F de 1963 en position 3 (4 pour les Tamarix), par le bimestre A de 1964 en position 4 dans les bordures (herbes ou Tamarix) et par le bimestre B en position 3 dans les luzernes (il est en position 4 en 1965 et 1 les autres années). Inversement, l'année « faible » 1963 est très bien caractérisée par le maintien des milieux enherbés en position 1 jusqu'au bimestre E. L'année 1966, relativement « faible », est surtout caractérisée par le maintien des terres de cultures (milieux non enherbés) en position 1 pendant les bimestres C et D.

Le jeu des « migrations » entre parcelles est ainsi confirmé une fois de plus, puisque la position en 1, c'est-à-dire en état de faiblesse de certains biotopes suffit à affaiblir la situation annuelle globale des populations de Campagnols.

Nous avons dit plus haut qu'il était possible d'apprécier les relations entre variables. L'examen des graphiques de la présente analyse (fig. 39) mène aux réflexions suivantes :

Il y a très peu de correspondances topographiques entre points-variables qui puissent suggérer une liaison de cause à effet. Citons seulement la coïncidence très marquée entre les pluies très faibles et les plus fortes densités de femelles allaitantes (ce qui peut correspondre aux meilleures conditions de vie dans les nids), celle entre les plus faibles ensoleillements et les pourcentages quasi nuls de reproducteurs, et entre les plus forts ensoleillements et les pourcentages les plus élevés de reproducteurs.

On peut aussi examiner la dépendance entre les *évolutions* de diverses variables. La variable climatique dont l'axe d'évolution est le plus net est l'ensoleillement. L'évolution des caractères de la reproduction vis-à-vis de l'ensoleillement présente un certain nombre de particularités. Disons pour simplifier qu'une évolution se traduisant par un axe perpendiculaire à celui de l'ensoleillement est indépendante de l'évolution de ce dernier. Si les deux axes sont parallèles, les deux évolutions sont hautement dépendantes. Ainsi pour les *pourcentages de reproducteurs* nous savons que l'on passe en mars, brutalement, de pourcentages nuls à des pourcentages élevés ; ce passage semble rigoureusement lié à l'augmentation de l'ensoleillement. De même le passage des pourcentages moyens aux pourcentages très faibles de reproducteurs se fait parallèlement à la diminution de l'insolation. Au contraire le passage des pourcentages forts aux pourcentages moyens, et celui des pourcentages très faibles aux pourcentages presque nuls, semblent indépendants des variations de l'ensoleillement. Quant aux densités de reproducteurs on remarque, ce qui est logique, que seul le passage des densités très faibles ou nulles aux densités faibles est lié à l'augmentation d'ensoleillement, les passages subséquents semblant en être tout à fait indépendants.

Les analyses factorielles permettent, on le voit, de rechercher de façon objective les relations et les tendances du complexe populations-milieu global. Autrement dit, elles permettent d'éviter l'écueil fréquent d'émettre des hypothèses assises sur

des coïncidences observées dans des comparaisons bi- ou tri-dimensionnelles. La totalité de l'information disponible est ici traitée d'un coup. Ce qui en ressort, sans être un catalogue des *causes*, constitue au moins une liste très limitative d'*hypothèses* objectivement justifiées. *Les analyses globales de la situation en milieu cultivé* (1^{er} type) intègrent en les amortissant tous les phénomènes de migrations entre parcelles. Elles donnent de l'évolution saisonnière une idée synthétique simple avec groupements des mois en « saisons fictives ». La position d'un début d'année (ou de la fin de l'année précédente) au sein de ces saisons fictives permet un certain type de *prévision*. Il est probable que le travail en cours dans les Deux-Sèvres permettra la mise au point d'une fonction discriminante permettant de définir la « force » et la « précocité » d'une situation démographique et son caractère dangereux d'un point de vue agronomique.

L'analyse du 2^e type destinée à l'étude des relations entre les démographies des divers milieux et des variables logiques du climat permet des hypothèses plus détaillées. Les deux premiers facteurs extraits semblent liés, pour le climat, à des écarts par rapport à la normale. Le rythme saisonnier fondamental n'apparaît qu'au 3^e facteur, à travers les variations du nombre d'embryons. Les bimestres ne sont plus aussi nettement groupés en saisons fictives que dans le 2^e type, mais on peut quand même les regrouper en sous-ensembles relativement bien séparés. Les sous-ensembles 5 et 1 correspondent aux situations de natalité faible ou nulle, le sous-ensemble 3 à la plus forte natalité, 2 et 4 à des situations intermédiaires. Les liaisons entre sous-ensembles et climat sont assez peu marquées : 2 coïncide avec les forts ensoleillements, 3 avec les pluies très faibles, 5 avec les pluies abondantes. La position des points-bimestres de chaque biotope dans chacun des sous-ensembles présente une certaine liaison avec le caractère « émetteur » ou « récepteur » de la population qui y vit. Parmi les façons culturelles, seul le *labour* se traduit par une « régression » de la situation. Les relations entre les variables sont assez peu marquées. On note surtout la liaison entre la durée de l'ensoleillement et le pourcentage de reproducteurs. Mais cette liaison n'est rigoureuse que pour l'augmentation brutale printanière tandis que le passage des pourcentages moyens aux pourcentages très faibles est corrélée de plus près à l'augmentation des densités de population dans les deux mois précédant le maximum.

VII. — DISCUSSION ET CONCLUSION

I. — L'estimation des densités

La discussion doit être entreprise en séparant deux problèmes : quelle est la valeur de la technique employée pour déterminer la *densité locale* à l'endroit du piégeage et quelle disposition doivent avoir les unités de piégeage dans l'espace et le temps pour *représenter* la population étudiée ? Cette dernière question a reçu *grosso modo* deux types de réponse. Certains auteurs ont considéré que la *population locale* était l'élément important, ce qui les a amenés à piéger, marquer, relâcher et recapturer des animaux toujours sur la même surface pendant une ou plusieurs années. (BRANT, 1962 ; CHITTY et PHIPPS, 1966 ; GOLLEY, 1961). J'ai accordé, pour ma part, plus d'attention aux études faites sur *plusieurs* populations locales, soit proches

les unes des autres (CRAWLEY, 1969 *a* et *b*; WATTS, 1969; MARTIN, 1956; NEWSON, 1963) soit éloignées (en pratique indépendantes) les unes des autres (VAN VLECK, 1963; KEE CHUM YANG *et al.*, 1970; KREBS, 1966; FLEMING, 1969). L'existence de mouvements d'entrée ou de sortie vis-à-vis de surfaces réduites pose le problème de la valeur d'une démographie construite sur ce type de piégeage. Les auteurs n'ont pas ignoré cette difficulté, comme nous le verrons plus loin.

Le deuxième type de réponse à la question « comment échantillonner » est apporté par les quelques auteurs qui ont choisi de piéger, à chaque fois, des unités de population différentes. Certains ont admis que telle zone, cultivée ou non, relativement homogène, pouvait être échantillonnée de façon représentative par une seule unité de piégeage à chaque fois : il en est ainsi des piégeages de BOBEK (1969), de MEYLAN et MOREL (1970) de BERNARD (1962) et des nôtres entre 1959 et 1962 (SPITZ, 1963); dans ces trois cas il s'agissait de piégeages exhaustifs sur surface. D'autres auteurs ont opté pour un échantillonnage encore plus étalé dans l'espace et le temps; les unités de piégeage (presque toujours des lignes) sont alors placées chaque mois dans plusieurs parcelles de plusieurs biotopes. L'un des meilleurs exemples publiés est l'étude des *Peromyscus* par BEER et McLEOD (1966), mais nous en trouvons aussi dans ZEJDA (1967) et BIRKAN (1968) pour l'étude de Rongeurs forestiers européens, dans KAKELA (1957) pour *Clethrionomys*, dans CHITTY (1952), MARTIN (1956), VAN WIJNGAARDEN (1955) pour des *Microtus*. Rappelons que nous avons nous-mêmes pris cette option. Il est certain que l'échantillonnage extensif est plus satisfaisant dans la majorité des cas. Par contre, le système d'une surface piégée chaque mois (ou même deux ou trois fois seulement par an !) n'est à la rigueur admissible que dans un milieu extrêmement homogène, ou en utilisant des surfaces de très grande dimension.

Pratiquement, on voit qu'avant nous tous les auteurs ayant tenté l'étude des populations de Campagnols à l'échelle que j'appellerai « régionale » ont abouti tôt ou tard à ce système de lignes multiples (CHITTY, 1952; VAN WIJNGAARDEN, 1955; MARTIN, 1956; KALELA, 1957; STINSON, 1964) qui est donc dans la logique des choses. Le travail de KARASEVA (1960) quoique réalisé par des techniques différentes (comptage des trous et déterrage), utilise un plan d'échantillonnage par transect tout à fait satisfaisant. Inversement, il est apparu très difficile, malgré notre tentative précédente (MARTINET et SPITZ, 1971) de comparer les résultats des Deux-Sèvres aux résultats de Vendée, car le plan d'échantillonnage dans les Deux-Sèvres couvre seulement les prairies artificielles ou naturelles et la dynamique observée est certainement très déséquilibrée par rapport à la réalité.

Reste la première question posée : celle de l'utilisation pratique des nombres de captures obtenus. On peut certes se contenter de les rapporter au nombre de pièges posés multiplié par le nombre de journées de pose : c'est l'indice « journée-piège », ou « trap night index » des anglophones. Mais c'est un pis-aller et ZEJDA (1967) ou KALELA (1957) ont ainsi établi des structures successives en âge difficiles à comparer l'une à l'autre faute de base absolue pour les effectifs. Pourtant, comparant les résultats de lignes de pièges aux caractéristiques de populations de Rongeurs étudiées par d'autres méthodes, il est possible, comme nous l'avons vu précédemment, de convertir les nombres de captures par ligne en densités de population. Pour cela, plusieurs conditions doivent être remplies, parmi lesquelles un espacement adéquat des pièges. Cette question a fait l'objet d'une étude critique extrêmement fouillée

(KOTT, 1965), sur laquelle je ne reviendrai pas, mais dont j'ai utilisé les résultats (SPITZ, 1969). On peut regretter que beaucoup d'utilisateurs de la ligne de piégeage aient employé un espacement de pièges trop grand pour une partie des espèces étudiées. Entre autres, tout le programme North American Census of Small Mammals (N. A. C. S. M.) de CALHOUN (1948-1952) dont on trouvera une analyse exhaustive dans BRANT (1962), ne peut fournir de résultats satisfaisants si la DRS de l'espèce étudiée est inférieure à 15 m (les stations sont espacées de 15 m). Il est même étonnant que BRANT, dont l'esprit critique est évident, n'ait pas été choqué par le fait d'employer un tel type de ligne pour des *Microtus* dont la DRS (« average D » de l'auteur) varie entre 18 et 35 pieds, contre un espacement de 50 pieds sur les lignes N.A.C.S.M. De même, compliquer le protocole en plaçant les lignes parallèlement les unes aux autres à faible distance, a pu constituer une simplification pour le travail de terrain, mais soulève un nouveau problème d'interprétation. Les résultats de KALELA (1957), et ceux des N.A.C.S.M. sont ainsi bien difficiles à comparer à ceux des auteurs qui ont placé les lignes une par une. Inversement VAN WIJNGAARDEN (1955) avait vu juste en utilisant un très petit espacement (1 m) mais ses lignes avaient le défaut d'être très courtes.

Pour l'estimation de la densité, BRANT (*loc. cit.*) passe en revue cinq façons d'utiliser les résultats des lignes. Toutes mènent l'auteur à la conclusion que le nombre de captures obtenues est fonction des déplacements individuels. Il n'est donc pas étonnant que nous ayons constaté (SPITZ *et al.*, 1974) la relation étroite existant entre la DRS et le coefficient de ligne. Dans le même article de BRANT l'auteur montre, graphique à l'appui, qu'une relation numérique entre le nombre de captures sur une ligne et la densité de population existe. KEE CHUM YANG *et al.* (1970), dans le cadre d'expériences très semblables à celles de BRANT (ou aux nôtres) et combinant marquage et lignes de pièges, acquièrent la même conviction. Dans quelle mesure ai-je eu raison de simplifier au maximum cette relation numérique en utilisant des *coefficients de ligne*? Je pense que les auteurs précédents ont été arrêtés par la non linéarité probable de cette relation. Pourtant, BRANT fournissait déjà la réponse : tout repose sur les variations des caractéristiques de déplacement, et, pour une DRS donnée, le coefficient ne semble pas varier avec la densité.

En attendant de nouveaux résultats sur ce sujet, je pense donc avoir réalisé du problème d'estimation des densités, une approche certes imparfaite, mais qui apporte un outil léger et relativement sûr pour les recherches démographiques.

2. — *L'analyse démographique sensu stricto*

J'ai cherché à comparer mes résultats aux rares études qui comportaient des échantillonnages successifs et suffisamment vastes d'un ensemble de populations. L'étude de ZEJDA (1967) répond à ces caractéristiques, mais l'auteur, extrêmement prudent pour les déterminations d'âge, divise finalement la population en deux cohortes principales seulement : les animaux nés l'année précédente et ceux nés dans l'année en cours. En outre ZEJDA ne présente pas véritablement de calculs de mortalité. Nous disposons seulement dans son article d'une figure indiquant l'évolution des densités des deux grands groupes d'âge, et qui permet de calculer le rythme de disparition de chacun de ces groupes à partir du moment où leur recrutement est nul. Plusieurs tableaux indiquant en pourcentage la représentation de classes

d'âge plus restreintes (déterminées en fonction de la morphologie dentaire) permettent de nuancer les résultats obtenus. On trouve ainsi que pour les animaux de l'année précédente le quotient mensuel de mortalité (QMM) est d'environ 15 p. 100 entre mars et mai, 30 p. 100 entre mai et juillet, inférieur à 10 p. 100 entre juillet et décembre enfin très élevé entre décembre et février. Entre mars et mai, la mortalité des mâles nés au début de la saison de reproduction précédente serait plus faible que pour ceux du milieu ou de la fin de saison. Les jeunes de l'année semblent avoir un QMM faible (de l'ordre de 10 p. 100 au moins) entre leur 2^e et leur 4^e mois, le QMM passe à 20 p. 100 entre septembre et novembre pour les animaux du début de saison, et diminue à nouveau ensuite. Par contre pour ceux du milieu de saison, le QMM devient très élevé à partir de décembre. Ainsi, de deux façons ZEDJA trouve que les individus du début de saison ont une survie à *long terme* bien meilleure que les autres.

Les résultats de BOBEK (1969) et de PUCEK *et al.* (1969-70), ne peuvent malheureusement pas être explicités de la même manière. Le premier fonde son étude sur les deux échantillonnages dans l'année et fait l'hypothèse implicite pour établir ses courbes de survie, que la mortalité ne change pas en fonction de la date de naissance des cohortes. Le second fait l'hypothèse d'une structure stationnaire en âge pour pouvoir se trouver dans les conditions d'emploi de la méthode de calcul de QUICK (1963). Ces deux hypothèses, nous l'avons vu dans l'énoncé de mes résultats, sont incompatibles avec la réalité. J'ai donc été amené à étudier comparativement des travaux faits par des méthodes d'échantillonnage tout à fait différentes, en particulier par captures et recaptures effectuées dans une même population. Les résultats ainsi acquis ne manquent pas et, avant de passer en revue les conclusions qui en ont été tirées, il convient d'examiner la limitation imposée par la méthode. Cette limitation, je l'ai dit précédemment, tient aux mouvements de sortie effectués par les Campagnols marqués sur des surfaces somme toute très limitées. CHITTY écrit (CHITTY et PHIPPS, 1966) : « although we are unable to distinguish between losses through death, emigration or a change in behaviour towards the traps, we shall assume, until there is evidence of the contrary, that a pronounced change in P ⁽¹⁾ is largely due to change in survival, and that no confusion will be introduced by failing to qualify the term « survival » every time we use it ». Cet auteur, de même que KREBS (1966) a été frappé par le fait qu'un quotient de disparition très élevé sur la surface échantillonnée pour les captures et recaptures n'était que peu ou pas accompagné de recaptures dans des dispositifs de piégeages situés à une certaine distance. En fait ce phénomène est tout à fait normal : FRENCH (FRENCH *et al.*, 1968) et CRAWLEY (1969 *a*) ont montré, ce qui est de simple bon sens, qu'un nombre important de dispositifs de captures annexes placés à l'extérieur de la surface principale de piégeage fournissent des pourcentages faibles d'animaux venant de cette surface : pour qu'il en soit autrement, il faudrait que la densité de pièges sur les 1 ou 2 ha de piégeage principal soit reproduite sur 10 ou 20 ha autour ! Finalement, j'ai dû comparer les quotients de mortalité de *M. arvalis* à des quotients de *disparition*, sans connaître les variations de la dispersion pour les espèces étudiées. Dans CHITTY et PHIPPS (1966) on trouve pour *M. agrestis* des valeurs élevées du quotient de disparition dans trois cas : en février-mars pour les jeunes mâles nés l'automne précédent, de février à juin-juillet pour les mâles matures (surtout ceux de l'année), en mai-

(¹) Quotient de subsistance sur place.

juin pour les femelles. Pour *M. ochrogaster*, MARTIN (1956) montre que les individus nés en automne ou hiver ont une « mortalité » constamment moyenne, alors que ceux nés au printemps ou en été ont une « mortalité » forte jusqu'à 4 mois d'âge, faible ensuite. KREBS (1966) pour *M. californicus* observe les plus faibles taux de « survie » à des périodes extrêmement variées et semble-t-il en rapport avec les fluctuations pluviométriques considérables du climat méditerranéen de Californie. Pour *M. pennsylvanicus*, GOLLEY (1961) trouve les « mortalités » les plus élevées en été (70 p. 100) les plus faibles en hiver (30 p. 100). Un schéma très semblable ressort de l'étude de CRAWLEY (1969 *b*) mais avec des différences énormes (du simple au double!) entre les deux lieux piégés.

Autrement dit, l'étude des disparitions d'animaux marqués fait ressortir les événements dominants de l'évolution démographique : les pertes des « vieux » mâles au début du printemps et de mâles de l'année au printemps ou en été sont sans doute assimilables aux mortalités réellement constatées sur les *M. arvalis* de Vendée pour ces deux catégories. En revanche le maximum général de mortalité en été, opposé à un minimum hivernal, rappelle très exactement les variations de la dispersion chez *M. arvalis*. Il est donc très difficile d'isoler le phénomène « mortalité » dans sa complexité à l'aide de marquages faits sur des surfaces limitées.

CAUGHLEY (1966) présente une intéressante étude critique des types de mortalité chez les Mammifères. Son travail est fondé sur l'hypothèse des structures stationnaires, dont j'ai déjà parlé. Traitant des Campagnols, CAUGHLEY présente des courbes pour *M. agrestis* (tirée de LESLIE et RANSON, 1940) et *M. arvalis orcadensis* (tirée de LESLIE *et al.*, 1955). Il s'agit de l'évolution au cours de la vie d'un quotient de mortalité, d'après des populations élevées au laboratoire. Pour les deux espèces, ce quotient passe par un minimum entre 0 et 2 mois d'âge puis augmente régulièrement jusqu'à 1 an et plus. On est loin de la complexité observée dans la nature (fig. 17 et 18).

Tout récemment KREBS (1973) est arrivé à chiffrer directement la dispersion, qui fluctue chez *Microtus pennsylvanicus* entre 15 et 70 p. 100 selon la phase démographique considérée. Ces valeurs correspondent à celles présentées sur la figure 35.

3. — *L'univers spatial des Campagnols*

Malgré la masse considérable de travail sur le terrain accumulée pour l'étude des déplacements des Rongeurs, nous connaissons encore bien mal l'univers spatial des *Microtidae*. J'ai expliqué au début de ce travail comment cette ignorance m'avait conduit à traiter le problème comme si je devais supprimer l'effet d'éventuels mouvements à longue distance. Finalement (en dehors du travail de FRENCH, déjà cité, qui traite d'animaux désertiques), le seul article abordant le fond de la question pour les *Microtidae* est celui de CRAWLEY (1969 *a*). Au cours de ses deux ans d'étude sur deux surfaces d'environ 1,5 ha séparées par 150 m, l'auteur a pu distinguer chez *Clethrionomys glareolus* quatre types de mouvements : 1) le maintien dans un domaine vital restreint ; 2) le changement brusque de position du domaine vital ; 3) les excursions lointaines avec maintien d'un domaine vital principal ; 4) les mouvements à grande distance avec éventuellement fixation dans un domaine vital à la fin de ce mouvement. On peut d'ailleurs considérer que le type (4) représente le type (2) sur de plus grandes distances. Ce qui est remarquable, ce sont les proportions des

types (2), (3) et (4). En deux ans, 9 p. 100 des individus marqués ont montré des déplacements de type (2), 15 p. 100 de type (3), 15 p. 100 de type (4). Ces catégories étant exclusives l'une de l'autre, dans le tableau analysé ici, il apparaît que 38 p. 100 des individus ont effectué l'un des trois types de grands déplacements. Quand on sait que chacune des surfaces piégées représentait pour l'autre une faible proportion (10 p. 100 au plus) de l'aire de dispersion *possible*, on se rend compte de l'importance considérable des mouvements à longue distance, au moins pour l'espèce étudiée. WATTS (1969) dans une étude apparemment indépendante de la précédente, montre que la dispersion intervient à un taux relativement stable au cours de l'année, sauf une diminution en novembre-décembre (peut-être aussi janvier).

4. — *Traits généraux de la dynamique des populations*

Si l'on admet que le fonctionnement général des populations de *Microtidae* peut présenter des traits communs dans les climats tempérés de l'ancien et du nouveau monde, ces traits seraient les suivants :

- les mâles nés l'année précédente ont une forte mortalité au début de la saison de reproduction ;

- les mâles de l'année ont une forte mortalité dans les deux ou trois premiers mois de leur vie ;

- Un fort pourcentage des individus, tant mâles que femelles, est susceptible de mouvements à longue distance presque toute l'année. L'intensité de cette dispersion semble baisser en novembre et décembre. (Le passage à un climat méditerranéen-Californie semble changer fortement le déroulement de ces phénomènes).

Mes propres résultats ne contredisent pas ces caractères généraux. Ils les complètent sur un certain nombre de points : la mortalité réelle est maximale pendant l'hiver, même pour les individus n'ayant pas participé à la reproduction. La mortalité des cohortes de mars et avril est plus faible que celle de toutes les autres jusqu'à l'âge de 4 mois. Les variations de population dans une parcelle sont liées pour une grande part aux mouvements de type « dispersion », c'est-à-dire qu'elles reflètent la dynamique natalité-mortalité non de cette parcelle mais du bloc de n parcelles dont elle fait partie (jusqu'à quelle distance, c'est ce qu'il est encore difficile de préciser).

Pour aller plus loin, nous avons introduit le calcul du Taux net de reproduction (TNR) pour chaque cohorte et du Taux annuel net de reproduction (TANR). GOLLEY (1961) avait présenté une table de fécondité fournissant un taux net de reproduction pour les femelles de *Microtus pennsylvanicus*. Il y fait toutefois des distinctions par âges et non par cohortes ce qui empêche de comparer à l'évolution annuelle que j'ai constatée. Pour le TANR, on peut regarder le travail de CHITTY et CHITTY (1962) où est évoqué le « net annual rate of increase » malheureusement établi sur des données de terrain extrêmement partielles.

Mon propre travail aboutit à deux conclusions essentielles :

- l'évolution saisonnière est liée au TNR ;
- l'évolution pluriannuelle est liée au TANR.

L'équation du TNR comporte 4 variables intervenant comme facteurs du même produit, mais qui ne fluctuent pas du tout de la même façon ;

- 1° l'espérance de vie des femelles à maturité varie de 1 à 3 environ ;
- 2° le pourcentage de gestantes entre mars et novembre varie de 1 à 6 environ ;
- 3° le nombre de filles conçues varie de 1 à 2 environ ;
- 4° le pourcentage de filles survivant à l'âge de maturité varie de 1 à 36 environ.

Le premier de ces quatre paramètres est strictement lié à la mortalité. Le quatrième dépend à la fois de la mortalité et de la vitesse de croissance et de maturation sexuelle. Le deuxième dépend de l'évolution saisonnière générale, peu variable d'une année à l'autre, et qui commande l'espacement des portées chez les femelles matures, et de la vitesse de maturation qui permet à un certain pourcentage de femelles d'être matures.

Le TANR, nous l'avons vu, dépend surtout du temps qui sépare la fin d'une saison de reproduction du début de la suivante. En pratique, ses variations sont liées à des glissements de la fin de la reproduction, entre juillet et décembre. A quoi tiennent ces glissements ? puisque, *grosso modo*, l'arrêt général de la reproduction correspond au moment où la population n'est plus composée que de cohortes où la maturation sexuelle n'a pas été atteinte, les déplacements de la fin de la reproduction peuvent être considérés comme liés à des changements dans les possibilités de croissance et de maturation sexuelle. A ce sujet, il est important de noter que, du fait du caractère *provoqué* de l'ovulation chez *M. arvalis*, l'absence d'individus fertiles est plus facile à mettre en évidence chez les mâles que chez les femelles. A tel point que les circonstances amenant l'absence totale de mâles fertiles n'impliquent pas qu'il n'y ait aucune femelle potentiellement fertile. Ceci nous est suggéré par une remarque de L. MARTINET (1972) à propos du poids corporel nécessaire à la maturation sexuelle : en période d'arrêt de croissance, les individus des deux sexes sont « bloqués » à un poids de 18 g environ, ce qui est insuffisant pour qu'un mâle devienne fertile, tandis qu'une femelle peut être gestante avec un poids en début de gestation de 15 g. Dans cette période cruciale, l'état physiologique des mâles risque donc d'être déterminant.

En résumé, les variations possibles du Taux net de reproduction pendant la saison de reproduction sont liées de façon majeure à celles de la *mortalité* et de la *vitesse de croissance et de maturation sexuelle des femelles*. Quant au Taux annuel net de reproduction, il varie en fonction des possibilités de maturation sexuelle des cohortes successives, l'effet des conditions extérieures sur les jeunes mâles, en général les premiers à y répondre, étant prépondérant dès que le nombre de mâles plus âgés est devenu négligeable. Le rythme saisonnier fondamental agit seulement pour une faible part sur le TNR ou le TANR. Il est surtout responsable du démarrage de la reproduction en février-mars qui constitue la « remise à zéro » du mécanisme. La fécondité potentielle est donc d'une importance très secondaire pour expliquer les fortes fluctuations saisonnières et annuelles des populations de Campagnols. Les diverses hypothèses faites sur le rôle des stress sociaux semblent également inutiles dans le cas traité ici. Le seul phénomène impliquant un jeu intraspécifique est celui de la forte mortalité des jeunes mâles : il n'a en fait qu'un rôle très accessoire dans la dynamique générale. Je suis donc très largement de l'avis de WYNE-EDWARDS (1968) ou de FULLER (1967) pour dire que les facteurs valant d'être pris en considération sont les *facteurs limitants* c'est-à-dire ceux qui, par leur action sur la croissance corporelle, la maturation sexuelle et la survie, contrecarrent le poten-

tiel de multiplication de la population. J'ai pu montré par ailleurs (SPITZ, 1968) l'action exercée par *M. arvalis* sur son milieu végétal. La population de Campagnols et son milieu forment donc un ensemble d'interrelations lui-même modelé par le climat. A ce niveau de complexité, peut-on faire la part du *mécanisme* et du *déterminisme* dans le phénomène étudié ? Je ne le pense pas. On peut seulement distinguer — à l'échelle des observations réalisées — les *actions réciproques* (relations Campagnols Milieu végétal) des *actions univoques* (action du Climat sur le fragment d'écosystème étudié).

Mais dans cet échec d'actions et d'interactions, nous avons vu se dessiner les *relations privilégiées* escomptées depuis l'introduction. Directement ou par l'intermédiaire du milieu végétal (lui-même modelé par l'homme), elles conduisent aux fluctuations de la croissance corporelle, de la maturation sexuelle et de la survie. C'est au niveau de ces relations que des recherches plus poussées doivent être conduites. C'est en tenant compte de ces relations que nous pouvons agir pour tempérer les aspects les plus défavorables du phénomène des fluctuations de populations de Campagnols.

Reçu pour publication en décembre 1973.

SUMMARY

DEMOGRAPHY OF THE FIELD VOLE *MICROTUS ARVALIS* IN VENDEE

The field vole (*Microtus arvalis*) is a good example of a rodent with great seasonal and annual fluctuations. The present work explores the demographical aspects of these fluctuations. Ecological aspects were treated previously by SPITZ (1967 and 1968) and physiological aspects by MARTINET (1972).

Like every natural feature, the one we are concerned with here can be known only through the picture given by the methods used in the study. Therefore, it is essential that the methods reduce as far as possible the influence of the observer and avoid oversimplifying hypotheses. In the present case the difficulty of research design was magnified by scarcity of references. Rodent population dynamics have often been examined using techniques and hypotheses which would be carefully avoided in human demography studies.

This work was carried out from 1959 to 1972 on the north shore of the Baie de l'Aiguillon (Vendée) and deals with a cultivated polder of 10 000 hectare area. Over 10 years the trapping amounted to 200 000 trap nights and 13 000 field voles examined in the laboratory. To the strictly demographic study has been added during the last two years a multidimensional analysis of the climatic-biotope complex which supports the vole population. The interpretations have been made easier by the lack of direct competitor of *Microtus arvalis* in this part of its range.

In this study I have utilized the trap-line method. In this technique the important points are : 1) the trap spacing which was fixed at 2 meters between traps representing about one-half of the average distance between successive recapture in winter ; 2) the relation between the number of captures and population density ; 3) seasonal and other variations of the relationship above. I have obtained five values for the line-coefficient which permit the calculation of density by sex-age categories.

Age determination by lens weight was accurate enough to divide the population into age classes of one to three months. Seasonal variations in body growth have no important effect on lens growth.

The demographical analysis used here is of the longitudinal type. A Lexis diagram is built and the life of each cohort is followed some what according like in the « *Dynamic* » methods (GEIS and TOBER, 1963). We have obtained, separately for males and females, the necessary elements for the calculation of mortality quotients and expectation of life.

The seasonal fluctuations are similar from year to year : the minimum occurs at a constant period (March-April), while the maximum may occur from July to December.

Natality is expressed as the number of embryos implanted at a given time on one hectare.

Monthly natality reaches peak either in May-June or August-September. Total yearly natality is extremely variable from year to year.

Mortality has been divided into two categories. First, prenatal and perinatal losses, considered for both sexes together, remain below 50 p. 100 until August and follows, from March to August, the trend of the mother's mortality. In September and October these losses are greater than 50 p. 100 and are due to a special feature of the embryos since the mortality of mothers does not follow the same pattern. Second, the postnatal mortality, expressed as monthly quotients, shows a winter peak and summer minimum. However, there is an exception to this trend; from May to July-August, mortality of young males (0-2 months) is far greater than that of old males. This young age class has a greater susceptibility to hazards and may also suffer from elimination by dominant individuals. The mortality curves and expectation of life calculations show that cohorts conceived in March and April have the longest survival. To these average results obtained over four years, I have compared those for the 1967-1968 period. The only remarkable difference is concerned with mortalities of 0-1 month-old males and females.

The net increase rate (NIR) or the number of mature daughters per mother, exhibits large fluctuations over a year. It is a little below one in March-April, and exceeds one in May, June and July and falls to extremely low values (below 0.005) in September and after. This trend is important since a population can grow only when the NIR is greater than one. The net annual rate of increase (NARI), which is the ratio of the number of females of a cohort to the number in the corresponding cohorts next year, varies from 0.01 to 40. It is closely related to the length of the nonbreeding period. The geometrical mean of NARI over 10 years is near one indicating a long term stable population.

Through the detailed study of the populations of four agricultural fields during one and one-half years, by comparison of the forecast and observed densities from month to month, I could estimate the degree of emigration or immigration of voles from the plots. It appears that these movements are both frequent and important, but do not show any precise seasonal trend except being especially weak in December. I have concluded that the dynamics of a plot correspond to the local movements of voles between this particular plot and the neighboring terrain. In the same spirit I have examined dispersion rates in populations of individually marked voles. These rates are quite high (about 50 p. 100) and correspond to rather intense dispersion which is low only in December. Thus, the movements deduced from the demographic analysis and dispersion directly measured reach a minimum at the same time and at the time when the average D is at its smallest value. In the attempt to evaluate impact of migration from one biotope to another on the density curves, it appears that there are no real general migrations but only the accumulation of many local individual movements from field to field, as described above.

Factor analysis of the climatic and demographic data has permitted classification of the time units of observation between fictive seasons on the basis of certain trends in the descriptions. The climate seems to act principally through its variations on one side or the other of the meteorological « normale ». If the observations are arranged according to biotope it appears that the linkage of the successive bimonthly records to fictive seasons follows certain laws. Plowed field belong only to seasons 1 and 5 which correspond to situations of deficient natality. Emigration takes place from biotopes in 3 or 5 positions (high dispersing populations). Mowing the meadows, cutting corn or legumes, lead to a level or even progressive evolution (exceeding immigration or natality) of the population. The two types of analyses we have carried out permit the possibility of forecasting the vole situation within 6 to 12 months.

The whole of my results is consistent with most of those obtained in vole biology. A number of the observations concerning mortality and dispersion are confirmed but the demographic analysis lets us go much further. The general features of population dynamics that may be extended to other *Microtidae* living in temperate climates are as follows: 1) the mortality rate is fairly high in winter and low in summer, 2) the cohorts bred in March and April have the best survival, 3) overwintering males have a very high mortality at the beginning of the breeding season, 4) all males have a high mortality in the first two or three months of life (except those who do not become mature in the birth year), 5) dispersal of individuals of all kinds is strong except in November and December. This dispersal is mainly responsible for the features of the populations trapped on plants of limited area (marked and released populations).

The monthly changes of the net increase rate are primarily linked with those of mortality, speed of growth, and sexual maturation of females. The net annual rate of increase is above all influenced by the conditions that control body growth and sexual maturation of the juveniles (especially males) in June and after. The fundamental seasonal rhythm does not play any important role except for putting back the general mechanism to the zero point in February-March. The potential fecundity seems to take a very secondary part in the observed fluctuations. It is the same for the social features since the elimination of young males is not of much importance to the general dynamics. Finally, the limiting factors on body growth, sexual maturation, and survival are those which must be considered in a further physio-ecological study of the problem.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBRY J., CHAPPELLIER A., 1950. Deux pièges pour la capture des petits Rongeurs vivants. *Mammalia*, **14**, 174-177.
- BARBEHENN K. R., 1955. A field study of growth in *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mamm.*, **36**, 533-543.
- BEER J. R., MAC LEOD C. F., 1966. Seasonal population changes in the Prairie Deer Mouse. *Am. Mid. Nat.*, **76**, 277-289.
- BELLIER L., 1974. *Application de l'analyse des données à l'Écologie : étude des populations de Rongeurs de la Savane de Lamto, Côte d'Ivoire*. Thèse Doctorat d'État, Université de Paris VI (titre provisoire, sous presse).
- BENZECRI J.-P., 1973. *L'analyse des données*. Dunod, Paris (2 vol.)
- BERNARD J., 1962. Quelques résultats obtenus en Belgique pour le recensement des Populations de *M. arvalis*. PALL. *Symposium theriologicum B. R. N. O.*, 1960, 27-36. Czechoslovak Academy of Sciences, Praha 1962.
- BIRKAN M., 1968. Répartition écologique et dynamique de population d'*Apodemus sylvaticus* et *Clethrionomys glareolus* en pinède à Rambouillet. *La Terre et la Vie*, 1968-3, 231-273.
- BOBEK B., 1969. Survival, Turnover and Production of Small Rodents in a Beech Forest. *Acta Ther.*, **14**, 191-210.
- BOLE B. P., 1939. The quadrat method of studying small mammal populations. *Cleveland Mus. Nat. Hist. Sc. Publ.*, **5**, 15-77.
- BRANT D. H., 1962. Measures of the movements and populations densities of small rodents. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **62**, 105-184.
- CAHALANE V. H., 1941. A trap removal census study of small mammals. *J. Wildl. Mgt.*, **5**, 42-67.
- CALHOUN 1959. Revised sampling procedure for the North American Census of Small Mammals (N. A. C. S. M.). *Administr. Pub. U. S. Dept. Health, Educ. Welf.* Bethesda, 1959.
- CAUGHLEY G., 1966. Mortality patterns in mammals. *Ecol.*, **47**, 906-918.
- CHITTY D., 1952. Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at lake Vyrnwy, Montgomeryshire in 1936-9. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **236**, 505-552.
- CHITTY D., CHITTY H., 1962. Population trends among the voles at Lake Vyrnwy, 1932-60. *Symposium Theriologicum B. R. N. O.* 1960, 67-76. Czechoslovak Academy of Sciences, Praha.
- CHITTY D., PHIPPS E., 1966. Seasonal changes in survival in mixed populations of two species of vole. *J. Anim. Ecol.*, **35**, 313-331.
- COWAN I., ARSENAULT M. G., 1954. Reproduction and growth in the creeping vole, *Microtus oregoni*. *Can. J. Zool.*, **32**, 198-208.
- CRAWLEY M. C., 1969 a. Movements and home-ranges of *Clethrionomys glareolus* SCHREBER and *Apodemus sylvaticus* L. in north-east England. *Oikos*, **20**, 310-319.
- CRAWLEY M. C., 1969 b. Some population dynamics of the Bank vole, *Clethrionomys glareolus* and the Wood mouse, *Apodemus sylvaticus* in mixed woodland. *J. Zool., Lond.*, **160**, 71-89.
- DAPSON R. W., IRLAND J. M., 1972. An accurate method of determining age in small mammals. *J. Mamm.*, **53**, 100-106.
- ELTON C., 1942. *Voles, Mice and Lemmings*. Clarendon press, Oxford.
- ESCOFFIER-CORDIER B., 1969. L'analyse factorielle des correspondances. *Cahiers du B. U. R. O.*, **13**, 139-155.
- FLEMING T. H., 1969. *Population ecology of three species of neotropical rodents*. Ph. D. thesis, Univ. Mich. 243 p.
- FRANCK F., 1957. The causality of Microtine cycles in Germany. *J. Wildl. Mgt.*, **21**, 113-121.
- FRENCH N. R., TAGAMI T. Y., HAYDEN P., 1968. Dispersal in a population of desert rodents. *J. Mamm.*, **49**, 272-280.
- FULLER W. A., 1967. Écologie hivernale des Lemmings et fluctuations de leurs populations. *La Terre et la Vie*, 1968-2, 97-115.
- GEIS A. D., TABER R. D., 1963. Measuring hunting and other mortality. in *Wildlife Investigational Techniques*, 284. Ann. Arbor. Michigan.
- GOLLEY F. B., 1961. Interaction of natality, mortality and movement during one annual cycle in a *Microtus* population. *Am. Mid. Nat.*, **66**, 152-159.
- GUIART J., 1971. *Clefs pour l'ethnologie*. Seghers, Paris.
- HOWARD W. E., 1960. Innate and environmental-dispersal of individual vertebrates. *Am. Mid. Nat.*, **63**, 152-161.
- KALELA O., 1957. Regulation of reproduction rate in Subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (SUND.). *Annal. Acad. Sc. Fenn. Ser. A. IV Biologica.*, **34**, 60 p.

- KARASEVA E. V., 1960. (The peculiarities of stational distribution of *Microtus arvalis* PALL. and the significance of various stations in its life span in the Central districts of the Russian Federation). En russe avec résumé anglais. in *Fauna i Ekologia Gryzunov*, **6**, 27-55.
- KEITH J. O., HANSEN R. M., WARD A. L. Effect of 2-4 D on abundance and food of procket gophers. *J. Wildl. Mgt*, **23**, 137-145.
- KOTT E., 1965. *Factors affecting estimates of meadow mouse populations*. Univ. of Toronto Ph. D. thesis, 194 p.
- KREBS C. J., 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecol. Monog.*, **36**, 239-273.
- KREBS C. J., GAINES M. S., KELLER B. L., MYERS J. H., TAMARIN R. H., 1973. Population cycles in small rodents. *Science*, **179**, 35-41.
- LAMOTTE M., NADOT R., 1969. *Notions et techniques de base de la démographie*. 4^e Colloque d'Écologie, École Normale supérieure, Paris (polycopié).
- LELOUARN H., SPITZ F., DASSONVILLE B., 1969. *Expérimentation des piégeages en lignes sur des populations marquées de divers Rongeurs forestiers et montagnards*. Symposium sur les méthodes d'estimation des populations de Mammifères, Tvärminne, Finlande (polycopié).
- LE LOUARN H., SPITZ F., GROLLEAU G., 1970. Note sur le Campagnol des champs *Microtus arvalis* PALLAS, dans le Briançonnais. *Ann. Zool. Écol. Anim.*, **2**, 423-426.
- LELOUARN H., 1971. Détermination de l'âge par la pesée du cristallin chez quelques espèces de Rongeurs. *Mammalia*, **35**, 636-643.
- LESLIE P. H., RANSON R. M., 1940. The mortality, fertility and rate of natural increase of *Microtus agrestis* as observed in the laboratory. *J. anim. Écol.*, **9**, 27-52.
- LESLIE P. H., TENER T. S., VIZOSO M., CHITTY H., 1955. The longevity and fertility of the Orkney vole, *Microtus orcadensis*, as observed in the laboratory. *Proc. Zool. Soc. Long.*, **125**, 115-125.
- LORD R. D., Jr, 1979. The lens as indicator of age in cottontail rabbits. *J. Wildl. Mgt*, **23**, 358-360.
- MAC LULLICH D. A., 1951. A new technique of animal census with examples. *J. Mamm.*, **32**, 318-328.
- MARTIN E. P., 1956. A population study of the prairie vole, (*Microtus ochrogaster*) in north eastern Kansas. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.*, **8**, 361-416.
- MARTINET L., 1966. Détermination de l'âge chez le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) par la pesée du cristallin. *Mammalia*, **30**, 425-430.
- MARTINET L., SPITZ F., 1971. Variations saisonnières de la croissance et de la mortalité du Campagnol des champs, *Microtus arvalis*. Rôle du photopériodisme et de la végétation sur ces variations. *Mammalia*, **35**, 38-84.
- MARTINET L., 1972. *Recherches sur les causes de la variation annuelle des populations du Campagnol des champs Microtus arvalis*. Thèse de doctorat d'état. Université de Paris VI.
- MEUNIER M., 1970. *Étude des déplacements de Microtus arvalis PALL. dans deux milieux cultivés*. D. E. A. Écologie, Université de Paris VI.
- MEUNIER M., SOLARI A., 1972. Influence de la photopériode et de la qualité de la luzerne consommée sur le poids du cristallin, la longueur et le poids du corps du Campagnol des champs. *Mammalia*, sous presse.
- MEYLAN A., MOREL J., 1970. Une pullulation de Campagnols terrestres (*Arvicola terrestris* L.). *Rev. Suisse Zool.*, **77**, 705-712.
- NEWSON R., 1963. Differences in numbers, reproduction and survival between two neighboring populations of bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Ecol.*, **44**, 110-120.
- PALUDAN K., 1951. Contribution to the breeding ecology of *Larus argentatus* and *L. fuscus*. *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren.*, **114**, 1-128.
- PUCEK Z., RYSZKOWSKI L., ZEJDA J., 1969. Estimation of average length of life in bank vole, *Clethrionomys glareolus* (SCHREBER, 1780). In *Energy flow through small mammal populations* (Oxford, 1968). Polish scientific publishers, Warszawa.
- QUICK H. F., 1963. Animal population analysis. In *Wildlife [investigational techniques]*. 190-228. Ann Arbor, Michigan.
- REICHSTEIN H., 1960. Das Fortpflanzungs potential der Feldmaus *Microtus arvalis* (PALLAS, 1778) und seine Beeinflussung durch Aussenfaktoren. *Tagungsberichte* (Deutsche Akad. der Landwirt. zu Berlin), **29**, 31-39.
- REICHSTEIN H., 1962. Untersuchungen zum Aktionsraum der Feldmaus *Microtus arvalis* (PALLAS), in einer Kieferschönung. *Symposium Theriologicum B. R. N. O.* 1960, 264-273. Czechoslovak Academy of Sciences, Praha.
- SPITZ F., 1963. Les fluctuations de population chez *M. arvalis* PALLAS dans les polders de la baie de l'Aiguillon (Vendée). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **257**, 3491-3494.
- SPITZ F., 1963-1964. Étude des densités de population de *Microtus arvalis* P. à Saint-Michel en l'Herm (Vendée). *Mammalia*, **27**, 497-531 et **28**, 40-75.
- SPITZ F., 1967. Productivité chez les Micromammifères consommateurs primaires. In *Problèmes de productivité biologique*, 159-181. Masson, Paris.

- SPITZ F., 1968. Interactions entre la végétation épigée d'une luzernière et des populations encloses ou non encloses de *Microtus arvalis* P. *La Terre et la Vie*, 1968, 274-306.
- SPITZ F., 1969. L'échantillonnage des populations de petits Mammifères. In *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*, 153-188. Masson, Paris.
- SPITZ F., 1970. Zone de déplacement et domaine individuel chez *Microtus arvalis* et d'autres Micromammifères. *Entretiens de Chizé, Série Eco-Ethologique*, 1, 91-95.
- SPITZ F., LE LOUARN H., POULET A. R., DASSONVILLE B., 1973. Standardisation des piégeages en ligne pour quelques espèces de Rongeurs. *La Terre et la Vie*, 1974 (4), (sous presse).
- STICKEL L. F., 1948. Peromyscus ranges at high and low populations densities. *J. Mamm.*, 41, 433-440.
- STINSON R. H., 1964. Vole populations in South western Ontario. *The Can. Field. Nat.*, 78, 98-107.
- TANAKA R., 1964. Population dynamics of the Smith's red-backed vole in highlands of Shikoku. *Res. Pop. Écol.*, 6, 54-66.
- TOMASSONE R., 1972. L'analyse factorielle des correspondances. 3^e Conférence du Groupe consultatif des statisticiens forestiers de l'I. U. F. R. O., Joux en Josas, 1970, 161-173. I. N. R. A. publ. Paris.
- VAN VLECK D. B., 1963. *Microtus movements in relation to a depopulated area*. Cornell Univ. Ph. D. thesis, 150 p.
- VAN WIJNGAARDEN A., 1955. Vorläufige Ergebnisse der Populations-untersuchungen an Feldmäusen in der Betuwe. *Zeitschr. Säugetierk.* 20, 61-69.
- VAN WIJNGAARDEN A., 1957 a. The mammal fauna of two Betuwe landscapes. *Mammalia*, 21, 267-300.
- VAN WIJNGAARDEN A., 1957 b. The rise and disappearance of continental vole plague zones in the Netherlands. *Versl. Landbouw. Onderz.*, 62-15, 1-21.
- WATTS C. H. S., 1970. Long distance movement of Bank voles and Wood mice. *J. Zool., Lond.*, 161, 247-256.
- WYNNE-EDWARDS V. C., 1968. Social selection in *Lagopus scoticus*. Colloque C. N. R. S. *L'effet de groupe chez les animaux*, 361-368. C. N. R. S., Paris.
- YANG K. C., KREBS C. J., KELLER B. L., 1970. Sequential live trapping and snap-trapping studies of *Microtus* populations. *J. Mamm.*, 51, 517-526.
- ZEJDA J., 1967. Mortality of a population of *Clethrionomys glareolus* SCHREB in a bottomland forest in 1964. *Zoologické Listy*, 16, 221-238.

EFFETS DU 2,4-D SUR LA REPRODUCTION DES CAILLES ET DES PERDRIX, APRÈS APPLICATION DU PRODUIT PAR PULVÉRISATION SUR LES ŒUFS

G. GROLLEAU, Eliane de LAVAU et G. SIOU
avec la collaboration technique d'Yvonne FROUX

Laboratoire des Petits Vertébrés,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas

Laboratoire de Phytopharmacie,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

Laboratoire de Cytologie,
Faculté des Sciences,
7, quai St-Bernard, 75 Paris (5^e)

RÉSUMÉ

L'étude des effets sur la reproduction de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique (2,4-D), sous forme de sel de diméthylamine, a été entreprise chez la Caille, *Coturnix coturnix japonica* L. d'une part et chez la Perdrix grise, *Perdix perdix* L. et la Perdrix rouge, *Alectoris rufa* L. d'autre part.

L'application du produit a été effectuée par pulvérisation de 2,4-D sur les œufs à trois doses différentes. La première correspondait à un traitement normal pour le désherbage des céréales, soit 1,2 kg/ha, la deuxième à 2,4 kg/ha et la troisième à 6 kg/ha d'acide 2,4-D.

L'étude préliminaire sur cailles comportait la détermination du taux d'éclosion et du pourcentage de mortalité chez les embryons et chez les poussins pendant leur premier mois de vie, ainsi que la recherche des malformations tératogénétiques chez les poussins lors de l'éclosion et chez les embryons non-éclos. Les résultats n'ont pas mis en évidence d'effets nocifs du 2,4-D sur les paramètres étudiés. Ils ont également permis d'évaluer le taux de malformations spontanées que l'on peut trouver chez la caille japonaise.

L'expérimentation sur perdrix comportait, outre l'étude des mêmes paramètres, l'examen histopathologique des thyroïdes. Elle avait également pour but de tenter d'établir une relation entre les effets toxiques observés et les taux de résidus de 2,4-D trouvés dans les œufs. Aucun effet nocif du 2,4-D n'a été décelé, si ce n'est une très légère diminution du taux de viabilité des poussins de Perdrix grise issus des œufs traités à la dose de 6 kg/ha.

La détermination des résidus de 2,4-D, effectuée uniquement dans les œufs de Perdrix grise traités à la dose de 6 kg/ha, a montré que les résidus dans l'embryon et dans le reste de l'œuf étaient peu importants. Le faible taux de passage du 2,4-D à travers la coquille explique sans doute l'absence d'effets toxiques notables des pulvérisations effectuées sur les œufs.

I. — INTRODUCTION

L'étude des effets du 2,4-D sur la reproduction des oiseaux est une question importante, car cet herbicide, largement employé pour le désherbage des céréales, risque de contaminer les œufs des espèces qui font leur nid au sol au moment du traitement. Certains auteurs (DUNACHIE et FLETCHER, 1966, 1970) ont déjà apporté des résultats intéressants en utilisant la technique d'injection du produit dans l'œuf. Mais, à notre connaissance, LUTZ-OSTERTAG et LUTZ (1970, 1971) furent les premiers à étudier les effets du 2,4-D après pulvérisation sur les œufs. Ces auteurs ont observé une action nocive du 2,4-D sur le développement embryonnaire du Faisan, *Phasianus colchicus* L., de la Perdrix grise, *Perdix perdix* L. et de la Perdrix rouge, *Alectoris rufa* L. Leurs résultats laissant supposer que l'emploi du 2,4-D pourrait présenter des risques sérieux pour ces espèces, nous avons estimé que ces travaux, qui apportaient des éléments nouveaux et intéressants, méritaient d'être repris dans le but d'estimer quel pouvait être le risque d'accident sur gibier dans les conditions pratiques de l'emploi de cet herbicide en agriculture.

Dans une étude préliminaire, nous avons recherché chez la Caille l'incidence sur la reproduction, d'une application de 2,4-D par pulvérisation sur des œufs avant incubation. Notre investigation s'est limitée au dénombrement des animaux éclos, à l'observation des malformations squelettiques et à la détermination du taux de mortalité des poussins pendant leur premier mois de vie.

Nous avons poursuivi et complété ce travail sur la Perdrix rouge et la Perdrix grise, en essayant de relier les effets observés sur la viabilité des animaux et les taux de résidus trouvés dans les œufs. En outre, étant donné la réactivité histophysiologique de la thyroïde à de nombreuses substances, nous avons pratiqué l'examen histologique de cette glande chez des poussins issus d'œufs traités.

II. — ÉTUDE CHEZ LA CAILLE

A. — Matériel et méthodes

1. Les œufs.

Les œufs de cailles, provenant d'oiseaux de deux souches différentes, ont été répartis également entre les lots traité et témoin. Ils ont été mis à incuber dans des incubateurs à air pulsé (d'une capacité d'environ 1 500 œufs), avec retournement automatique, dans les conditions suivantes : température de 37,7°C, hygrométrie de 60 à 65 p. 100 durant les 14 premiers jours et de 85 à 90 p. 100 pendant les 3 derniers jours.

2. Le produit.

Nous avons utilisé une solution de 2,4 dichloro-phénoxy-acétate de diméthylamine à 400 g/l d'acide 2,4-D titrant 99, 1 p. 100 d'isomère 2,4. Cette solution a été diluée à raison de 3 l dans 600 l d'eau (volume nécessaire pour traiter un hectare), ce qui correspond à une dose de 1 200 g/ha d'acide 2,4-D.

3. *Les traitements.*

Les œufs ont été placés sur des plateaux grillagés disposés sur une surface de 5 m². Pour chaque traitement, un volume de 300 ml a été pulvérisé, soit 60 ml/m², en un seul passage de l'appareil. Nous avons utilisé un pulvérisateur à pression constante (propane) muni d'une rampe de 50 cm à deux buses. Après traitement les œufs ont été laissés à l'air libre, jusqu'à séchage complet de la solution.

4. *Les observations.*

Nous avons effectué :

— la détermination des taux d'éclosion et de mortalité chez les embryons et chez les poussins durant le premier mois de leur vie ;

— l'examen macroscopique externe des poussins lors de l'éclosion et celui des embryons non éclos, suivi de l'examen du squelette après coloration à l'alizarine dans le cas de malformations apparentes.

Notre investigation tératologique s'est limitée, d'une part aux malformations externes macroscopiquement décelables, d'autre part au squelette des membres postérieurs. Nous n'avons pratiqué aucune autopsie des viscères. Les animaux ont été examinés au moment de l'éclosion ou à la date prévue de celle-ci, dans le cas des œufs non éclos. Le squelette a été observé après coloration à l'alizarine. Cette technique, qui permet une bonne visualisation du squelette sans avoir recours à la radiographie, a été mise au point par DAWSON (1926) et a été légèrement modifiée par de nombreux auteurs (HOOD et NEILL, 1948 ; SEDRA, 1950 ; SAINT-AMAND et SAINT-AMAND, 1951 ; GREEN, 1952 ; CRARY, 1962 ; STAPLES et SCHNELL, 1964 ; RANDLE, 1969 ; SCHNELL et NEWBERNE, 1970). Nous avons utilisé la modification de KARNOFSKY (1968) applicable aux oiseaux.

B. — *Résultats*I. *Taux d'éclosion et de viabilité des poussins (tabl. 1).*

TABLEAU I

Taux d'éclosion et de viabilité des poussins

	Témoins	Traités
Nombre d'œufs mis en incubation	317	322
Nombre d'œufs non fécondés	93	92
Nombre d'embryons morts	55	30
Nombre de poussins nés	169	200
Taux d'éclosion (p. 100 par rapport aux œufs fécondés)	75,4	86,9
Nombre de poussins morts durant le 1 ^{er} mois	6	4
Taux de mortalité (p. 100 par rapport aux poussins nés)	3,5	2

On constate que le taux d'éclosion est légèrement supérieur dans le lot traité ($P = 0,01$). Par contre, les taux de mortalité durant le mois qui a suivi l'éclosion sont sensiblement égaux dans les deux lots ($P = 0,05$).

2. *Fréquence des malformations et des anomalies chez les embryons morts et chez les poussins nouveau-nés (tabl. 2).*

Nous n'avons pas constaté, par rapport au lot témoin, d'augmentation de la fréquence des malformations ou des anomalies tératogénétiques chez les embryons morts dans le lot traité.

En ce qui concerne les poussins vivants à l'éclosion, nous n'avons pas observé de malformations importantes dans le lot traité. Seules des anomalies de position des membres ont été notées, intéressant uniquement les extrémités digitales (doigts crochus) et les pattes (écartement latéral). Par contre, 2 cas de célosomie ont été relevés dans le lot témoin.

TABLEAU 2

Fréquence des malformations et des anomalies

	Témoins	Traités
Chez les embryons morts	34 cas	13 cas
Chez les poussins	25 cas	22 cas
Taux total des malformations, (p. 100 par rapport au nombre d'œufs fécondés)	26,3	15,2

3. *Étude spéciale des malformations spontanées.*

Afin de vérifier si des poussins paraissant normaux à l'examen macroscopique externe ne pouvaient pas être porteurs de malformations des membres postérieurs, nous avons procédé à une étude du squelette par la méthode à l'alizarine chez des animaux issus d'œufs n'ayant subi aucun traitement. Les résultats sont résumés dans le tableau 3.

TABLEAU 3

Malformations et anomalies spontanées chez la caille

	1 ^{re} éclosion	2 ^e éclosion
Nombre d'œufs mis en incubation	225	310
Nombre d'œufs fécondés	174	202
Nombre d'embryons { non éclos	31	74
{ morts à un stade précoce		49
{ normalement développés		25
Nombre de poussins éclos	143	128
Nombre d'embryons et de poussins examinés ...		153
Malformations { Anophtalmie		2
{ Brachygnathie supérieure		1
{ Angulation du tibiotarse		4
{ Absence de phalanges		3
Anomalies de position des membres, des doigts et de la colonne vertébrale		30

C. — Discussion

Nous n'envisagerons ici que l'étude des malformations. L'action du 2,4-D sur les caractères quantitatifs de la reproduction sera discutée en même temps que les résultats obtenus chez les perdrix.

Toutes les malformations que nous avons observées chez les caillies témoins ont été décrites chez les oiseaux par ANCEL (1950), soit à l'état spontané, soit après traitement chimique ou physique.

La célosomie (extériorisation des viscères) peut être provoquée par des substances telles que la colchicine et la ricine (ANCEL, 1950) et le diméthylsulfoxyde (CAUJOLLE *et al.*, 1965), ainsi qu'après incubation à des températures trop élevées (NIELSEN, 1968).

La brachygnathie supérieure, ou absence de la mandibule supérieure, malformation spontanée, peut être reproduite par le sélénium ajouté à la nourriture de poules pondeuses (ROBINSON, 1933 ; LANDAUER, 1940), par de l'insuline injectée dans le jaune d'œuf (LANDAUER, 1947), ou par du diméthylsulfoxyde appliqué à des embryons de Poulet de 72 heures (CAUJOLLE *et al.*, 1965).

La coudure du tibiotarse est une anomalie fréquemment observée. Chez les oiseaux, les éléments proximaux du tarse sont soudés au tibia qui devient ainsi le tibiotarse et les éléments distaux du tarse le sont au métatarse, de ce fait appelé tarso-métatarse. Cette angulation, due à un trouble de l'ossification enchondrale, existe à l'état spontané. Elle peut être provoquée par de nombreuses substances telles que les sels d'ésérine et le paraminobenzène sulfamide (ANCEL, 1950), l'hydroxyurée, et la semi-carbazide (BODIT, STOLL et MARAUD, 1966), l'hydrazine (STOLL, BODIT et MARAUD, 1967). L'administration d'antithyroïdien potentialise l'action tératogène de la semi-carbazide (STOLL, FAUCOUNAU et MARAUD, 1970). La fréquence des coudures est également augmentée par l'adjonction de thyroxine à l'hydrazine (FAUCOUNAU, STOLL et MARAUD, 1969). Il semble que cette action tératogène, commune à la semi-carbazide, à l'hydroxyurée et à l'hydrazine, puisse être liée à un blocage de la synthèse de l'ADN (STOLL, BODIT et MARAUD, 1970). L'insuline (RABINOVITCH et GIBSON, 1972) et le propylène glycol (GEBHARDT, 1968) reproduisent aussi cette anomalie osseuse.

En ce qui concerne les phalanges, nous n'avons pas pu diagnostiquer s'il s'agissait de l'absence d'une phalange ou de la fusion de deux phalanges avec raccourcissement de celles-ci.

Nous n'avons pas observé de symélie (fusion de deux membres), d'ectromélie (absence d'un ou plusieurs membres), d'hémimélie (réduction de la longueur d'un membre avec absence du segment périphérique), de phocomélie (présence d'un seul segment périphérique), de brachymélie ou micromélie (raccourcissement des membres par rapport au corps.) Au niveau des doigts, nous n'avons pas constaté de polydactylie (apparition d'un doigt supplémentaire), d'ectrodactylie (absence d'un ou plusieurs doigts) ou de syndactylie (accolement de deux doigts voisins).

Nous devons faire une remarque en ce qui concerne les cas d'anophtalmie observés. L'anophtalmie clinique correspond souvent à de la microphthalmie et seul l'examen histologique peut permettre de diagnostiquer avec certitude les cas d'anophtalmie vraie. En ce qui concerne la tératogénèse oculaire, nous avons pu constater,

au cours d'un travail sur des fœtus de souris et de rats, qu'un œil paraissant normal à l'examen macroscopique pouvait présenter des lésions le rendant inapte à sa fonction visuelle (SIOU, 1969). Au niveau de l'œil, seul l'examen histologique nous semble capable de mettre en évidence les malformations autres que la microphthalmie. Si, chez le Poulet, l'anophtalmie est une affection très rare, par contre la microphthalmie est une des malformations les plus courantes (ANCEL, 1950) et de nombreux agents chimiques sont capables de la faire apparaître, notamment un alcaloïde antimitotique, la vincalécoblastine (CROS, TOLLON et OREGLIA, 1966), sans qu'aucun d'eux n'ait réellement une action sélective sur l'ébauche oculaire.

Nous avons observé un certain nombre d'embryons dont les pattes étaient repliées sur elles-mêmes ; cette position a été décrite par MEINIEL, LUTZ-OSTERTAG et LUTZ (1970) chez la Caille japonaise traitée lors de l'incubation par du parathion et par LUTZ-OSTERTAG et LUTZ (1970) chez la Caille, la Perdrix et le Faisan traités dans les mêmes conditions par le 2,4-D. Cette position des membres inférieurs s'opposerait suivant ces auteurs à la position normalement décontractée des pattes de Gallinacés non traités. Étant donné les différentes modalités d'extension des phalanges que l'on peut observer chez les poussins en fin de développement embryonnaire (Pl. I et II), il nous semble difficile de conclure à une malformation réelle.

III. — ÉTUDE CHEZ LES PERDRIX

A. — Matériel et méthodes

1. Les œufs.

Les œufs de Perdrix grise et de Perdrix rouge (fournis par les élevages de l'Office National de la Chasse) ont été incubés dans les conditions déjà décrites à propos des Cailles.

2. Le produit.

Les caractéristiques ont été données au chapitre concernant la Caille. La solution à 400 g/l d'acide 2,4-D a été diluée à raison de 3-6 et 15 l dans 600 l d'eau (volume nécessaire pour le traitement d'un hectare), ce qui correspond à des doses de 1,2-2,4 et 6 kg/ha d'acide 2,4-D.

3. Les traitements.

Les conditions ont été identiques à celles définies pour la Caille. Mais en plus, des plaquettes de verre ont été disposées parmi les œufs, afin de pouvoir contrôler les quantités de 2,4-D déposées par unité de surface.

4. Les observations à l'éclosion.

De même que chez la Caille, nous avons noté :

- les taux d'éclosion et de mortalité chez les embryons ainsi que chez les poussins durant le premier mois de leur vie,
- les malformations externes macroscopiquement décelables.

5. Examen histologique des thyroïdes.

Nous avons effectué l'examen histologique des thyroïdes, chez les perdrix grises et rouges récemment écloses, issues d'œufs ayant reçu la dose correspondant à 6 kg/ha d'acide 2,4-D.

Les prélèvements des deux thyroïdes ont été effectués, après anesthésie à l'éther, aux premier,

huitième et quinzième jours suivant l'éclosion. Dix perdrix traitées et dix perdrix témoins de chaque espèce ont été sacrifiées à chacun de ces stades ; nos examens ont donc porté sur 60 perdrix grises et 60 perdrix rouges.

Les fixations ont été réalisées dans le liquide de Bouin Hollande, les pièces incluses dans la paraffine (Paraplast), coupées à $4\ \mu$ d'épaisseur et colorées au trichrome de Masson (hématoxyline, fuschine-ponceau et bleu d'aniline).

6. Détermination des résidus de 2,4-D.

a) Détermination du 2,4-D sur les lames de verre de contrôle.

Dans le but de contrôler la quantité de 2,4-D effectivement pulvérisée par unité de surface, 5 lames de verre de 75×25 mm ont été placées parmi les œufs de perdrix grises et rouges, lors de chaque traitement. Une demi-heure après chaque pulvérisation, les lames de verre ont été introduites dans des flacons pour leur transport. Chaque lame et chaque flacon ont été lavés à l'eau (purifiée par lavage au chloroforme) et le volume a été ajusté à une valeur déterminée.

Une quantité aliquote de la solution précédente a été acidifiée par H_2SO_4 pur (0,5 ml de H_2SO_4 pour 5 ml de solution aqueuse de 2,4-D). Le 2,4-D a été extrait 3 fois par un volume de chloroforme distillé égal à celui de la phase aqueuse. Les 3 phases chloroformiques ont été réunies et déshydratées par Na_2SO_4 anhydre, puis évaporées sous vide, en laissant les dernières gouttes de chloroforme se volatiliser à l'air libre pour éviter des pertes de 2,4-D. Le résidu d'évaporation a été immédiatement repris par 10 ml d'acétone distillée.

Le dosage du 2,4-D a été effectué selon une technique très voisine de celle de HOWARD et YIP (1971). À 1 ml de la solution acétonique ont été ajoutés 1 ml d'isooctane distillé et 1 ml d'une solution de diazométhane dans l'éther préparée à partir de la nitrosométhylurée, selon VOGEL (1956). Le mélange a été placé au bain-marie à $70^\circ C$ jusqu'à évaporation de l'éther. Le résidu a été repris par l'hexane et le volume a été ajusté à 10 ml.

Le dosage de l'ester méthylique du 2,4-D ainsi obtenu, a été réalisé par chromatographie en phase gazeuse, en utilisant comme référence une solution étalon de 2,4-D méthylé simultanément dans les mêmes conditions. Il est en effet nécessaire d'effectuer, lors de chaque série de dosages, la méthylation de la solution étalon de 2,4-D, car on observe parfois des variations de rendement lors de cette transformation chimique du composé.

L'appareil utilisé, un Varian-Aérogaph 1200, était équipé d'un détecteur à capture d'électrons. La température de la colonne était de $180^\circ C$. La phase stationnaire utilisée était de la DC 200, imprégnée à 5 p. 100 sur Varaport 30, 100 à 120 mesh. Les dimensions de la colonne étaient de 152 cm de long et 3 mm de diamètre. Le gaz vecteur était l'azote, avec un débit de 50 ml/mn.

Certains dosages ont été contrôlés sur d'autres phases stationnaires : QF_1 à 5 p. 100 et QF_1 à 5 p. 100 + DC 200 à 10 p. 100 à parties égales.

b) Détermination du 2,4-D dans les œufs de perdrix grises.

Seuls les œufs traités à la dose de 6 kg/ha ont été analysés.

Six prélèvements de 5 œufs ont été effectués le jour du traitement, puis au cours de l'incubation, 5, 11, 15, 20 et 25 jours après. Lors de chaque prélèvement, les coquilles ont été rapidement lavées avec quelques ml d'acétone puis avec quelques ml d'eau, pour éviter que les résidus externes ne traversent la coquille pendant le stockage.

La méthode d'analyse utilisée était voisine de celle de YIP (1971). Dans le cas des œufs fécondés, les dosages ont été effectués d'une part sur l'embryon, d'autre part sur le reste du contenu de l'œuf. L'œuf, privé de sa coquille, d'un poids de 10 à 12 g, a été introduit dans un tube à centrifuger en verre. Y ont été ajoutés 2,5 ml d'éthanol distillé et 1 ml de H_2SO_4 à 10 p. 100, 20 ml de chloroforme distillé et 2 g de NaCl. Le mélange a été homogénéisé par broyage pendant environ 1 mn. Le broyeur a été rincé avec 20 ml de chloroforme distillé qui ont été ajoutés dans le tube à centrifuger. Le mélange a été centrifugé à 3 000 t/mn pendant 5 mn.

La phase chloroformique, prélevée à la pipette, a été introduite dans une ampoule à décanter. Le culot de centrifugation a été repris par 20 ml de chloroforme distillé, puis homogénéisé. Après centrifugation du mélange, la nouvelle phase chloroformique a été ajoutée à la première.

Le 2,4-D a été extrait du chloroforme par agitation avec 12,5 ml de solution aqueuse de soude à 3 p. 100 et 25 ml d'eau (purifiée par lavage au chloroforme). Cinq ml de solution saturée de NaCl ont été ajoutés pour réduire la formation d'émulsions. La phase aqueuse a été lavée par 10 et 5 ml de chloroforme distillé.

La solution alcaline de 2,4-D ainsi obtenue a été acidifiée par 12,5 ml de H_2SO_4 à 10 p. 100 et extraite par 25, 12,5 et 12,5 ml de chloroforme distillé. Les phases chloroformiques réunies ont été déshydratées par du sulfate de soude anhydre et évaporées sous vide avec précaution.

Le résidu a été repris par 1 ml d'isooctane et le dosage de 2,4-D a été fait dans les mêmes conditions que dans le cas des lames de verre de contrôle.

Pour chaque série de prélèvements, un œuf témoin a été analysé pour s'assurer de l'absence d'interférences. Un autre œuf a été surchargé avec une quantité connue de 2,4-D afin de déterminer le pourcentage de récupération. Celui-ci a été de 78 p. 100 (moyenne de 5 déterminations variant de 73 à 85 p. 100) pour l'œuf sans embryon et de 100 p. 100 (1 détermination) pour l'embryon. La limite de sensibilité a été d'environ 0,1 p.p.m., ce qui s'est révélé suffisant pour notre étude. Nous n'avons pas cherché à abaisser ce seuil de détection par une étape de purification supplémentaire.

B. — Résultats

I. Observations à l'éclosion.

a) Taux d'éclosion et de viabilité des poussins (tabl. 4 et 5).

TABLEAU 4

Taux d'éclosion et de viabilité des poussins de perdrix grise

	Témoins	Traités		
		1,2 kg/ha	2,4 kg/ha	6 kg/ha
Nombre d'œufs mis en incubation.....	178	169	170	167
Nombre d'œufs non fécondés	23	27	29	23
Nombre d'embryons morts	8	19	17	16
Nombre de poussins nés	147	123	124	128
Taux d'éclosion (p. 100 par rapport aux œufs fécondés)	94,8	86,6 (S)	87,9	88,9
Nombre de poussins morts durant le 1 ^{er} mois	18/117 (1)	11/123	13/124	29/98 (1)
Taux de mortalité (p. 100 par rapport aux poussins nés).....	15,4	8,9	10,5	29,6 (S)

(1) 30 poussins par lot ont été sacrifiés avant 30 jours pour examen histologique des thyroïdes.

S : significatif (P = 0,05).

TABLEAU 5

Taux d'éclosion et de viabilité des poussins de perdrix rouge

	Témoins	Traités		
		1,2 kg/ha	2,4 kg/ha	6 kg/ha
Nombre d'œufs mis en incubation.....	199	197	198	199
Nombre d'œufs non fécondés	14	11	14	15
Nombre d'embryons morts	26	24	28	18
Nombre de poussins nés	159	162	156	166
Taux d'éclosion (p. 100 par rapport aux œufs fécondés)	85,9	87,1	84,8	90,2
Nombre de poussins morts durant le 1 ^{er} mois	7/129 (1)	8/162	5/156	9/136 (1)
Taux de mortalité (p. 100 par rapport aux poussins nés).....	5,4	4,9	3,2	6,6

(1) 30 poussins par lot ont été sacrifiés avant 30 jours pour examen histologique des thyroïdes.

Les taux d'éclosion sont semblables dans tous les lots, hormis dans celui des perdrix grises traitées à la dose de 1,2 kg/ha ($P = 0,05$). Toutefois le fait que ce phénomène ne se retrouve pas pour les doses plus élevées, met en cause sa signification toxicologique.

La mortalité, au cours du premier mois qui a suivi l'éclosion, n'a pas été augmentée dans les lots traités à 1,2 et 2,4 kg/ha. A la dose de 6 kg/ha on constate chez les perdrix grises une augmentation de la mortalité par rapport à celle enregistrée chez les témoins ($P = 0,05$). Chez les perdrix rouges le traitement par cette même dose n'a pas eu d'influence létale.

b) *Fréquence des malformations et des anomalies chez les embryons morts et chez les poussins nouveau-nés (tabl. 6).*

Nous n'avons pas observé de malformations proprement dites ; nous avons seulement relevé des anomalies de position des pattes par rapport à l'axe du corps et la présence de doigts en pronation. Les différents traitements n'ont pas augmenté la fréquence de ces anomalies.

TABLEAU 6

*Anomalies de position des pattes et des doigts
chez les perdrix grises et chez les perdrix rouges*

Position anormale des pattes et des doigts		Témoins	Traités		
			1,2 kg/ha	2,4 kg/ha	6 kg/ha
Perdrix grises	Chez les embryons morts	4 cas	4 cas	5 cas	6 cas
	Chez les poussins	20 —	15 —	17 —	18 —
	Taux total des anomalies (p. 100 par rapport au nombre d'œufs fécondés)	15,5	13,4	15,6	16,7
Perdrix rouges	Chez les embryons morts	6 cas	4 cas	5 cas	6 cas
	Chez les poussins	11 —	4 —	4 —	6 —
	Taux total des anomalies (p. 100 par rapport au nombre d'œufs fécondés)	9,2	4,3	4,9	6,5

2. *Examen histologique des thyroïdes.*

Les examens histologiques des thyroïdes, réalisés comparativement chez les animaux témoins et chez les animaux traités à la forte dose, ne nous ont révélé aucune modification morphologique pouvant traduire un état fonctionnel différent entre ces animaux (Pl. III).

L'épithélium des vésicules est composé de cellules de même hauteur, correspondant à un peu plus du diamètre d'un noyau. Pas de transformation en aspect endothéliiforme avec aplatissement des noyaux (repos fonctionnel), ni en cellules hautes, à pôle apical en dôme (hyperfonctionnement). La colloïde est dense, bien

colorée, sans vacuolisation importante. Les vésicules ont une forme relativement régulière et ne sont pas collabées ; ces signes traduisent donc ainsi l'absence d'hyperfonctionnement.

3. Détermination des résidus de 2,4-D.

a) Contrôle des quantités de 2,4-D déposées lors des différents traitements des œufs de perdrix.

Les résultats des analyses des lames de verre de contrôle sont résumés dans le tableau 7. Les doses appliquées lors des 3 traitements étaient respectivement de 12, 24 et 60 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$. Dans le cas des œufs de perdrix grises, les quantités moyennes de 2,4-D retrouvées sur les lames de verre ont été de 17, 23 et 49 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$. Pour les œufs de perdrix rouges, ces quantités ont été de 14, 22 et 51 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$.

TABLEAU 7

Résidus de 2,4-D sur les lames de verre de contrôle

Dose de traitement ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)	Acide 2,4-D trouvé sur les lames ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)	
	Traitement des œufs de perdrix grises	Traitement des œufs de perdrix rouges
12	17,6 (8,8 à 25,7)	14,0 (9,0 à 21,2)
24	23,9 (13,9 à 34,1)	22,0 (16,2 à 31,6)
60	49,0 (35,7 à 61,6)	51,7 (43,6 à 55,4)

TABLEAU 8

*Résidus de 2,4-D dans les œufs de perdrix grises
après pulvérisation sur les coquilles à la dose de 60 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ (6 kg/ha)*

Jour du prélèvement (0 = jour du traitement)	Embryons		Reste de l'œuf sans coquille	
	Nombre d'embryons analysés	Acide 2,4-D (p.p.m.)	Nombre d'œufs analysés	Acide 2,4-D (p.p.m.)
0			5	0,94 (0,38-2,2)
5			5	1,0 (0,39-2,1)
11	4	0,65 (0,16-1,6)	5	0,66 (0,33-1,7)
15	4	1,2 (0,06-2,9)	5	1,9 (0,66-3,6)
20	4	0,34 (ND-0,71)	5	0,98 (0,17-2,1)
25	1	0,44	4	1,5 (0,39-3,6)

() : valeurs extrêmes,

ND : non décelable.

b) *Résidus de 2,4-D dans les œufs de perdrix grises traités à la dose de 6 kg/ha.*

Dans le tableau 8 sont indiquées les concentrations de 2,4-D trouvées dans les embryons et dans le reste de l'œuf. La valeur moyenne de la concentration du 2,4-D dans l'embryon a varié de 0,34 à 1,2 p.p.m., et dans le reste de l'œuf, privé de sa coquille, de 0,66 à 1,9 p.p.m., sans relation apparente avec la durée de l'incubation.

Pour chaque œuf, le rapport des concentrations de 2,4-D dans l'embryon et dans le reste de l'œuf était généralement inférieur à 1, à partir du onzième jour d'incubation. Au jour 25, l'embryon prêt à éclore occupait la totalité du volume de l'œuf, et de ce fait les résidus s'y trouvaient totalement localisés.

Si l'on additionne les quantités de 2,4-D trouvées dans l'embryon et dans le reste de l'œuf, privé de sa coquille, on constate que la quantité de 2,4-D ayant traversé la coquille après le traitement est de l'ordre d'une dizaine de μg , c'est-à-dire qu'elle ne représente qu'une très faible fraction de la dose qui a atteint la surface de l'œuf (environ 2 p. 100).

TABLEAU 9

Pénétration du 2,4-D à travers la coquille des œufs de perdrix grises traités à la dose de 60 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ (6 kg/ha)

Jour de prélèvement (0 = jour du traitement)	Poids moyen des œufs privés de leur coquille (g)	Quantité totale moyenne de 2,4-D dans les œufs (μg)
0	11,8	11,1
5	10,9	11,9
11	10,4	6,9
15	11,0	19,3
20	10,0	7,1
25	10,0	13,1

IV. — DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

Au cours de ce travail, nous n'avons pu observer d'effet réellement toxique provoqué par la pulvérisation de 2,4-D sur des œufs de cailles et de perdrix.

Chez la Caille, la pulvérisation sur les œufs d'une quantité de 2,4-D correspondant à un traitement agricole de 1,2 kg/ha, n'a pas provoqué de diminution du taux d'éclosion, ni apporté d'augmentation de la mortalité des embryons ou des poussins durant leur premier mois de développement après l'éclosion. Les examens morphologiques ne nous ont révélé aucune malformation tératogénétique macroscopiquement décelable.

Chez les Perdrix, nous avons observé quelques différences de sensibilité suivant l'espèce considérée. Chez les perdrix rouges, issues d'œufs traités par des doses correspondant à des applications de 1, 2, — 2, 4 et 6 kg/ha, les taux d'éclosion et de viabilité des poussins n'ont pas été modifiés par rapport aux animaux non traités. Chez les perdrix grises, par contre, nous avons noté une sensibilité apparente plus

importante vis-à-vis de ce traitement. C'est ainsi que dans le lot de poussins provenant des œufs traités par une dose correspondant à 6 kg/ha, le taux de mortalité est pratiquement le double de celui constaté dans le lot témoin, cette mortalité s'étant surtout manifestée au cours de la première semaine. C'est là le seul fait qui nous paraisse, dans l'état actuel, pouvoir être retenu. Nous avons par ailleurs noté un taux d'éclosion très légèrement plus faible dans le lot traité à 1,2 kg/ha. mais d'une part, la faible différence des pourcentages (86,6 p. 100 chez les traités et 95,8 p. 100 chez les témoins) et d'autre part l'absence d'un tel phénomène pour les doses plus élevées ne nous permettent pas d'attribuer à ce fait une signification réelle. Aucune anomalie morphologique n'a été détectée chez les poussins des perdrix grises et des perdrix rouges, quelle que soit la dose utilisée.

Nos résultats sont en accord avec ceux de SOMERS (1972) qui constate, même avec des doses pulvérisées environ 7 fois supérieures à la dose la plus forte que nous ayons utilisée, que le même sel d'amine du 2,4-D ne provoque, chez les poules et les faisans issus d'œufs traités, aucune augmentation de la mortalité embryonnaire et du taux des malformations spontanées.

Par contre, nous n'avons pas retrouvé les résultats de LUTZ-OSTERTAG et LUTZ (1970, 1971) utilisant une solution du même sel d'amine du 2,4-D à une concentration légèrement supérieure (550 g/l d'acide 2,4-D au lieu de 400 g/l). En effet, nous n'avons pas obtenu chez les perdrix grises et rouges, même pour une dose 5 fois supérieure à la dose normale d'emploi, ni les taux importants de mortalité embryonnaire (43 et 77 p. 100), ni les taux de malformations macroscopiques observés par ces auteurs.

Les résultats des analyses montrent que le 2,4-D traverse rapidement la coquille et atteint l'embryon. Néanmoins cette quantité reste peu importante par rapport à la dose appliquée, puisque les œufs prélevés le jour du traitement avant la mise en incubation, ne contenaient en moyenne que 11,1 µg d'acide 2,4-D, c'est-à-dire environ 2 p. 100 de la dose ayant atteint la surface de l'œuf.

Dans des expériences similaires, réalisées par SOMERS (1972) avec des œufs de Poule et de Faisan, il apparaît que la quantité de 2,4-D qui pénètre à travers la coquille est faible et ne semble pas proportionnelle à la dose appliquée. En effet, les œufs contenaient 0,49 p.p.m. avant la mise en incubation après traitement avec 2,8 kg/ha de 2,4-D, 0,51 p.p.m. pour une dose de 11,2 kg/ha, 0,71 p.p.m. pour 22,4 kg/ha et 1,34 p.p.m. pour 44,8 kg/ha.

Les valeurs des concentrations que nous avons trouvées sont du même ordre de grandeur que celles qui sont signalées par SOMERS (1972). Elles prouvent que la quantité de 2,4-D qui pénètre dans l'œuf est si faible, qu'il est normal que dans les conditions de notre expérimentation, aucun effet nocif notable n'ait été observé sur le développement des oiseaux étudiés. Les expériences de DUNACHIE et FLETCHER (1966, 1970), utilisant la technique de l'injection directe dans l'œuf, ont montré que le 2,4-D ne réduisait de façon certaine le taux d'éclosion des œufs de poule, qu'au-delà de 50 p.p.m. De plus, alors que le mecoprop, le 2,4-D B, le MCPA et le MCPB, qui sont également des phénoxy acides chlorés, ont provoqué le blanchiment des plumes à des concentrations variant de 10 à 200 p.p.m., le 2,4-D n'a eu aucun effet tératogène aux mêmes doses.

Reçu pour publication en janvier 1974.

SUMMARY

EFFECTS OF 2,4-D ON THE REPRODUCTION OF QUAIL AND PATRIDGE
AFTER THE APPLICATION OF PRODUCT BY SPRAYING ON EGGS

The study of effects on the reproduction of 2,4-dichlorophenoxy acetic acid (2,4-D), in the form of salt of dimethylamine has been undertaken in the quail, *Coturnix coturnix japonica* L. on one hand, and in grey partridge, *Perdix perdix* L. and red partridge, *Alectoris rufa* L. on the other hand.

Application of the product was done by spraying 2,4-D on eggs at three different doses. The first one corresponded with the normal treatment as herbicide of cereals : 1.2 kg/ha, second 2.4 kg/ha and the third one 6 kg/ha of acid 2,4-D.

The preliminary study on quail consisted of the determination of rate of hatching and percentage of mortality of embryos and in the youngs during their first month of life ; as well the study of teratogenic malformations in the youngs at the time of hatching and in non-hatched embryos. From the results, no evidence is shown of noxious effects of 2,4-D on the parameters studied. Similarly it was possible to evaluate the rate of spontaneous malformations that can be observed in Japanese quail.

Experimentation on partridge comprised of besides the parameters mentioned above, the histopathological examination of thyroids and similarly attempts to try to establish a relation between the toxic effects observed and amount of residues of 2,4-D found in the eggs. No noxious effect of 2,4-D has been revealed, though there is a slight decrease in the rate of viability of youngs of grey partridge emerged from treated eggs at the dose of 6 kg/ha.

The determination of residues of 2,4-D, carried out only in the eggs of grey partridge treated at the dose of 6 kg/ha, has shown that residues in embryo and in the rest of egg were less important. The weak dose of 2,4-D passing through shell explains certainly the absence of remarkable toxic effects of spraying done on the eggs.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANCEL P., 1950. La chimiotératogénèse chez les vertébrés. G. Douin Éd., Paris, un vol. 397 pages.
- BODIT F., STOLL R., MARAUD R., 1966. Action de l'hydroxyurée, de la semicarbazide et de substances voisines sur le développement de l'embryon de Poulet. *C. R. Soc. Biol.* (Paris), **160**, 960-963.
- CAUJOLLE F., CAUJOLLE D., CROS S., CALVET M., TOLLON Y., 1965. Pouvoir tératogène du diméthylsulfoxyde et du diéthylsulfoxyde. *C. R. Acad. Sc.* (Paris) **260**, 327-330.
- CRARY D. D., 1962. Modified benzyl alcohol clearing of alizarin stained specimens without loss of flexibility. *Stain Technol.*, **37**, 124-125.
- CROS S., TOLLON Y., OREGLIA J., 1966. Toxicité et pouvoir tératogène de la vincalécoblastine à l'égard de l'embryon de Poulet. *C. R. Soc. Biol.*, **159**, 2055-2060.
- DAWSON A. B., 1926. A note on the staining of the skeleton of cleared specimens with alizarin red S. *Stain Technol.*, **1**, 123-124.
- DUNACHIE J. F., FLETCHER W. W., 1966. Effect of some herbicides on the hatching rate of hens'eggs. *Nature*, **215**, 1406-1407.
- DUNACHIE J. F., FLETCHER W. W., 1970. The toxicity of certain herbicides to hens'eggs assessed by the egg-injection technique. *Ann. Appl. Biol.*, **66**, 515-520.
- FAUCOUNAU N., STOLL R., MARAUD R., 1969. Sur l'action cotératogène tardive de la thyroxine chez l'embryon de Poulet. *C. R. Soc. Biol.*, **163**, 2127-2129.
- GEBHARDT D. O., 1968. The teratogenic action of propylene-glycol (propanediol-1,2) et propanediol-1,3 in the chick embryo. *Teratology*, **1**, 153-162.
- GREEN M. C., 1952. A rapid method for clearing and staining specimens for the demonstration of bone. *Ohio J. Sci.*, **52**, 31-33.
- HOOD R. C., NEILL W., 1948. A modification of alizarin red S technic for demonstrating bone formation. *Stain Technol.*, **23**, 209-218.
- HOWARD S. F., YIP G., 1971. Diazomethane methylation of a mixture of chlorophenoxyacids and dinitrophenols. *J. Ass. Off. Agr. Chem.*, **54**, 970-974.

- KARNOSKY D. A., 1968. The chick embryo in drug screening, survey of teratological effects observed in the 4 day chick embryo. In *Teratology Principles and Techniques*, WILSON et WARKANY Edit., 194-213.
- LANDAUER W., 1940. Studies of the Creeper Fowl. XIII. The effect of selenium and the asymetry of selenium-induced malformations. *J. Exp. Zool.*, **83**, 431-443.
- LANDAUER W., 1947. Insulin induced abnormalities of beak extremities and eyes in chickens. *J. Exp. Zool.*, **105**, 145-172.
- LUTZ-OSTERTAG Y., LUTZ H., 1970. Action néfaste de l'herbicide 2,4-D sur le développement embryonnaire et la fécondité du gibier à plumes. *C. R. Acad. Sc. (Paris) série D*, **271**, 2418-2421.
- LUTZ-OSTERTAG Y., LUTZ H., 1971. Action néfaste de l'herbicide 2,4-D sur le développement embryonnaire et la fécondité du gibier à plumes. *Union Internationale des Biologistes du Gibier*, Actes du X^e Congrès, Paris, 1971, 205-210.
- MEINIEL R., LUTZ-OSTERTAG Y., LUTZ H., 1970. Effets tératogènes du parathion (insecticide organophosphoré) sur le squelette embryonnaire de la Caille japonaise (*Coturnix coturnix japonica*). *Arch. Anat. Microscop.*, **59**, 167-183.
- NIELSEN N. O., 1968. Teratogenic effects of hyperthermia in chick embryos in *Teratology*. 102-107. Bertilli et Donati Excerpta Medica Foundation Edit.
- RABINOVITCH A. L., GIBSON M. A., 1972. Skeletogenesis in insulin treated chick embryos. I. Anatomical and histological observations, with particular reference to the tibiotarsus. *Teratology*, **5**, 199-217.
- RANDLE A. D., 1969. Automation of skeletal staining in the evaluation of teratogenicity. *Lab. Anim.*, **3**, 197-205.
- ROBINSON W. O., 1933. The determination of selenium in wheat and soils. *J. Ass. Off. Agric. Chem.*, **16**, 423.
- SAINT-AMAND G. S., SAINT-AMAND W., 1951. Shortening maceration time for alizarin red S preparations. *Stain Technol.*, **26**, 271.
- SCHNELL V., NEWBERNE J. W., 1970. Accelerated clearing and staining of teratologic specimens by heat and light. *Teratology*, **3**, 345-348.
- SEDRÁ S. N., 1950. Decreasing the time required for making an alizarin skeleton preparation. *Stain Technol.*, **25**, 223-224.
- SIOU G., 1969. Malformations oculaires spontanées observées au cours d'expériences de tératogénèse chez la Souris et chez le Rat. *Rev. Path. Comp.*, **802**, 179-185.
- SOMERS J. D., 1972. *Influence of external application of pesticides on egg hatchability and chick viability*. Thesis, Faculty of Graduate Studies of the University of Guelph, 89 p.
- STAPLES R. E., SCHNELL V. L., 1964. Refinements in rapid clearing technic in the KOH alizarin red S method for fetal bone. *Stain Technol.*, **39**, 61-63.
- STOLL R., BODIT F., MARAUD R., 1967. Sur l'action tératogène de l'hydrazine et de substances voisines chez l'embryon de Poulet. *C. R. Soc. Biol.*, **161**, 1680-1684.
- STOLL R., BODIT F., MARAUD R., 1970. Sur l'action tératogène de la semi-carbazide. Rôle de la vitamine B₆ et des amines biogènes. *C. R. Soc. Biol.*, **164**, 1011-1013.
- STOLL R., FAUCOUNAU N., MARAUD R., 1970. Sur l'action cotératogène des antithyroïdiens chez l'embryon de Poulet. *C. R. Soc. Biol.*, **164**, 546-548.
- VOGEL A. I., 1966. *Practical Organic Chemistry*. 3^e édition, nouvelle impression. Longmans, Green and Co Ltd Edit., 967-973.
- YIP G., 1971. Improve method for determination of chlorophenoxy acid residues in total diet samples. *J. Ass. Off. Agr. Chem.*, **54**, 966-969.

PLANCHE I

Embryons de cailles à différents temps d'incubation

Positions naturelles et diverses des extrémités digitales.
Embryons photographiés dès leur extériorisation de l'œuf
(Gross. × 1).

a : 14^e jour

b : 15^e —

c : 16^e —

d : 17^e —

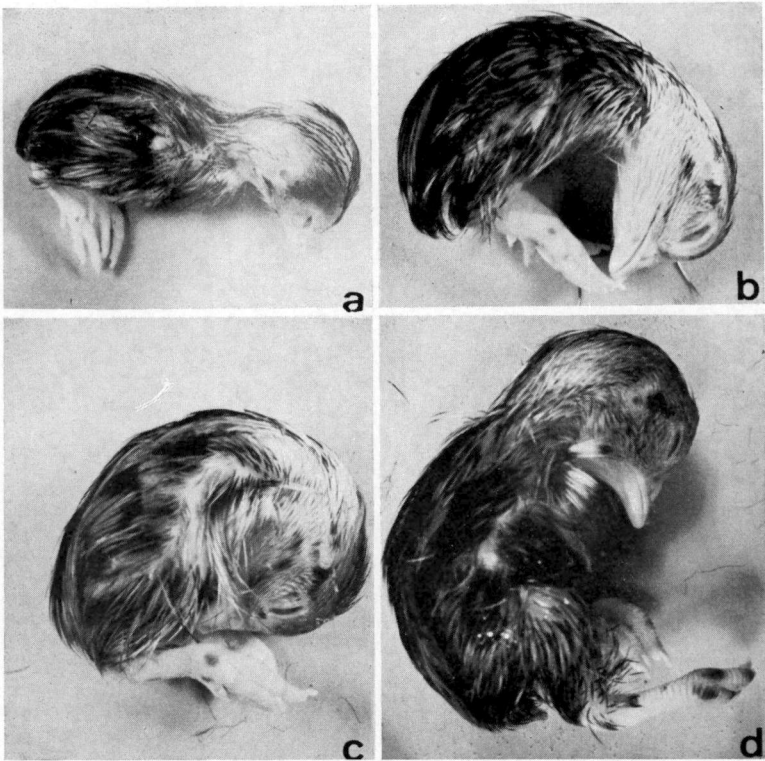


PLANCHE II

Cailles à l'éclosion

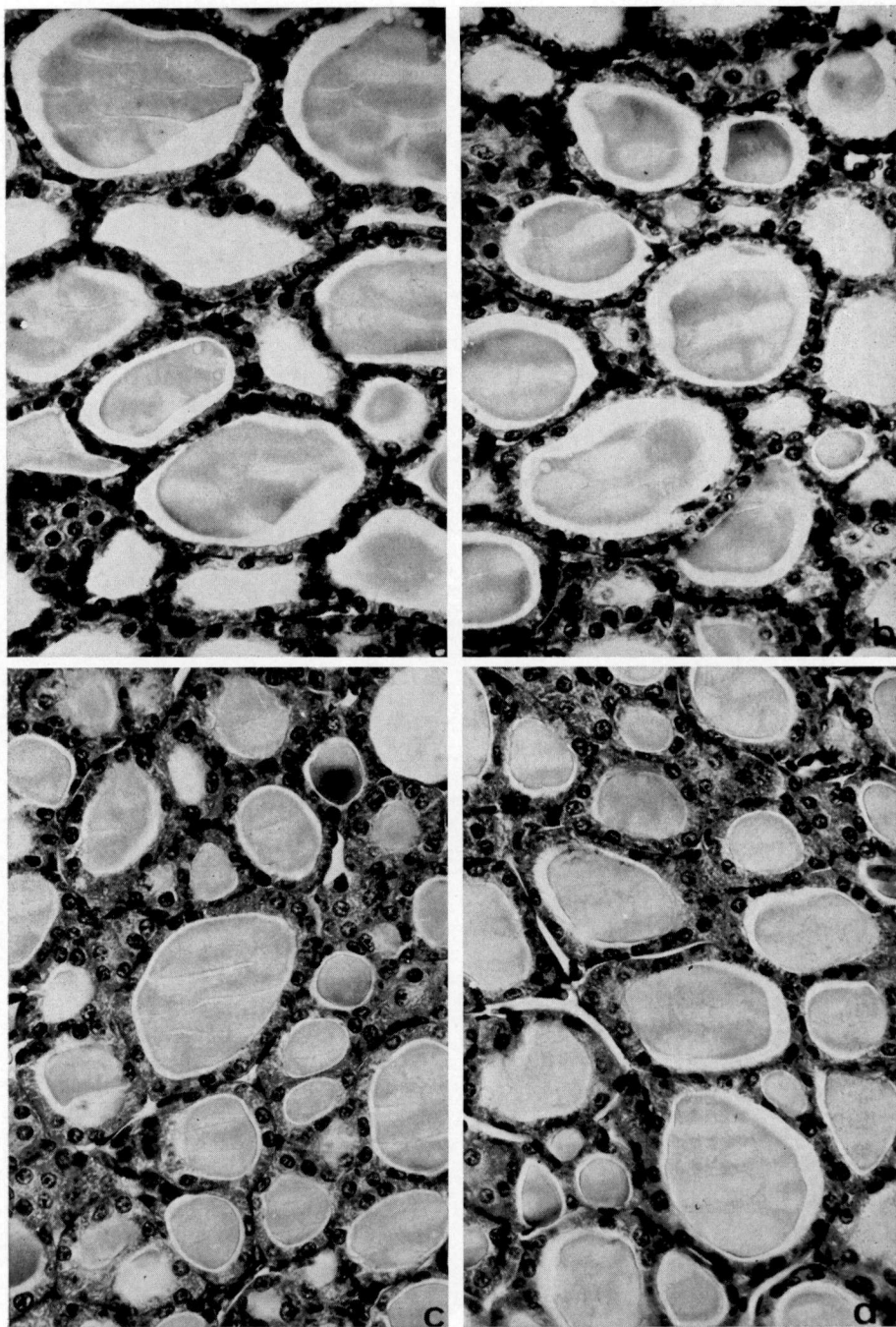
Quelques types de positions digitales (Gross. $\times 2$).



PLANCHE III

Thyroïdes (Gross. $\times 400$)

- a* : perdrix rouge témoin
- b* : perdrix rouge traitée
- c* : perdrix grise témoin
- d* : perdrix grise traitée



NOTE TECHNIQUE

MATÉRIEL UTILISÉ POUR L'ÉLEVAGE D'INSECTES SUR LA LUZERNE

R. BOURNOVILLE et P. CANTOT

*Laboratoire d'Éthologie et d'Écologie des insectes,
Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I. N. R. A.,
86600 Lusignan*

RÉSUMÉ

Pour effectuer des études sur la luzerne à différents stades phénologiques, des cagettes d'élevage ont été mises au point. Elles sont fixées au moyen d'aimants sur des tiges métalliques portées par la caissette qui contient la plante.

Nos études en cours sur certains insectes (*Miridae* et *Aphididae*) nuisibles aux productions fourragère et grainière de la luzerne nous ont conduit à mettre au point un matériel d'élevage adapté aux expériences effectuées en conditions contrôlées (chambre de culture), sur plante enracinée. Pour répondre à nos besoins, ce matériel doit remplir les conditions suivantes :

- 1° assurer l'évolution végétative de la luzerne, espèce exigeante quant à son volume racinaire ;
- 2° pouvoir s'adapter tout au long du cycle de végétation de la luzerne ;
- 3° permettre d'isoler un stade phénologique bien précis du végétal.

Le premier besoin a été satisfait en plaçant les plantes dans des caissettes de bois utilisées depuis plusieurs années à la station d'Amélioration des Plantes fourragères de Lusignan pour des études de génétique végétale. Ce sont des parallélépipèdes rectangle de 15 cm de hauteur, 40 cm de longueur, 15 cm de largeur. Pour suivre l'évolution du végétal, certains auteurs dont NICHOLLS et BERUBE (1965) ont préconisé l'utilisation d'un support fixe et d'une enceinte d'élevage susceptible d'extension par l'adjonction de cagettes supplémentaires. Nous avons choisi pour notre part d'utiliser des cagettes de volume donné pouvant s'adapter à différents niveaux de la plante. Cela est réalisé en fixant sur les flancs des caissettes, des baguettes de bois qui permettent le maintien

vertical de tiges métalliques (fer plat) de 15 mm de large et dont la hauteur est appropriée au maximum de celle de la végétation. La cagette d'élevage est fixée sur cette tige au moyen d'un aimant (fig. 1 et 2). KALOOSTIAN (1955) a précédemment utilisé des aimants pour faire tenir de petites cellules légères de 13 mm de diamètre sur des feuilles de cerisier. Dans ce cas, la feuille doit supporter le poids du système d'élevage. Ce dispositif n'est pas applicable à la luzerne dont les folioles sont réduites et dont les pétioles sont frêles. De plus, l'espace offert par un tel type d'enceinte n'est pas compatible avec le comportement des insectes que nous élevons.



FIG. 1. — Ensemble du système d'élevage

Pour isoler un stade végétatif déterminé de la plante, nous avons utilisé deux types de cagettes : les premières sont celles citées dans une étude précédente (BOURNOVILLE, 1973). Les secondes ont été obtenues en découpant et collant deux unités du modèle précédent, ce qui permet d'obtenir un volume double (fig. 2). Rappelons que les faces grillagées de ces boîtes assurent l'aération, et que l'étanchéité au niveau du passage de la tige est assurée par un tampon de mousse plastique. Sur une des parois de nos cagettes est soudée, à chaud, une pièce métallique

rectangulaire permettant l'adhérence de l'aimant. Sur les modèles « double » chacun des deux éléments porte ce système de fixation. Nous pouvons ainsi très facilement placer la cagette au niveau désiré sur la tige métallique.

Les boîtes, en polystyrène, n'ont pas occasionné de mortalité anormale dans nos élevages. HUTT et WHITE (1972) ont signalé une mortalité élevée de *Laspeyresia pomonella* L., dans des boîtes de cette nature. FRAVAL (1968), pour sa part, n'a pas noté de toxicité des tubes de polysty-

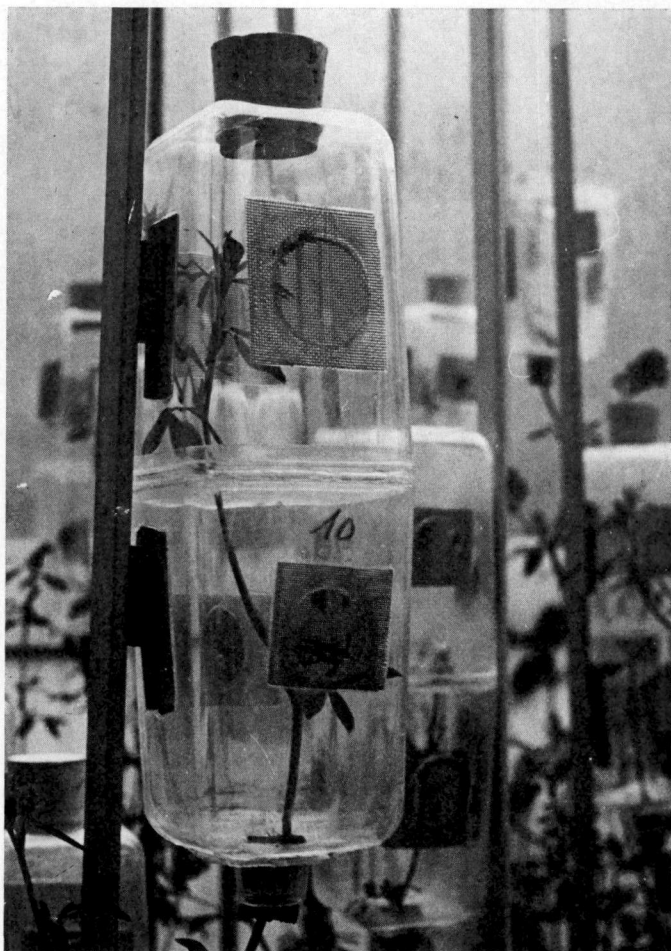


FIG. 2. — Détail de la cagette d'élevage

rène qu'il employait dans ses techniques d'élevage d'Homoptères. En plus des avantages décrits, notre matériel concourt à maintenir le port dressé du végétal et évite la cassure des tiges de luzerne, fréquemment observée lorsque l'on veut faire supporter par la plante des enceintes d'élevage.

Reçu pour publication en janvier 1974.

SUMMARY

MATERIAL UTILIZED FOR INSECT REARING ON ALFALFA

In order to undertake the study on alfalfa at different phenological stages, the small rearing cages have been demonstrated. They are fixed with the help of magnet on metallic rod supported by small case which contains the plant.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOURNOVILLE R., 1973. Observations écologiques sur l'hivernation du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) et de ses parasites, dans la région de Versailles. *Ann. Zool.-Ecol. anim.*, **5**, 13-28.
- FRAVAL A., 1968. Procédés et matériels mis au point pour l'élevage et la récolte d'Homoptères (*Aphididae* et *Jassidae*) à l'occasion d'études sur la transmission de virus. *Rev. Zool. agric. appl.*, **67**, 87-94.
- HUTT R. B., WHITE L. D., 1972. Polystyrene toxic to codling moths. *J. econ. Entomol.*, **65**, 615.
- KALOOSTIAN G. H., 1955. A magnetically suspended insect cage. *J. econ. Entomol.*, **48**, 756-757.
- NICHOLLS C. F., BERUBE J. A. C., 1965. An expandable cage for feeding tests of coccinellid predators of aphids. *J. econ. Entomol.*, **58**, 1169-1170.
-

NOTE TECHNIQUE

TECHNIQUES SIMPLES POUR UN ÉLEVAGE PERMANENT
DE LA TORDEUSE ORIENTALE,
GRAPHOLITA MOLESTA (LEPIDOPTERA TORTRICIDAE)
SUR MILIEU ARTIFICIEL

Claude IVALDI-SENDER
avec la collaboration technique de M. MONFRIN

*Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet*

RÉSUMÉ

L'élevage de la Tordeuse orientale sur milieu artificiel est pratiqué de façon permanente depuis 4 ans. Les techniques d'élevage des adultes, d'obtention des œufs, de confection du milieu et d'élevage groupé des larves sont décrites. Une production importante est réalisable facilement.

INTRODUCTION

L'élevage de la Tordeuse peut se faire sur des petites pommes vertes (GEORGE, 1967). Les recherches concernant les milieux artificiels ne sont pas nombreuses pour cet insecte (MATSUMOTO, 1954). Récemment TZANAKAKIS et PHILLIPS (1969) ont élevé 4 générations successives sur un milieu relativement complexe, mais ils n'ont pas fait d'élevage permanent.

Nos premiers essais ont été effectués en élevage individuel pour mettre au point les conditions convenables à l'insecte et vérifier la qualité du milieu choisi. Devant les très bons résultats obtenus dès le début, des élevages en nombre restreint (10-20-30 larves) ont été entrepris ; ils ont montré la bonne aptitude des chenilles à l'élevage en groupe et permis la mise au point de la technique décrite ici.

I. — MÉTHODES EXPÉRIMENTALES ET MATÉRIEL

1. — Composition du milieu

La formule du milieu alimentaire employée est celle qui a été mise au point pour l'élevage du Carpocapse des pommes *Carpocapsa pomonella* (SENDER, 1969). La Tordeuse orientale pouvant éventuellement attaquer les pommes, on pouvait penser qu'un tel milieu lui conviendrait.

Les quantités des 4 principaux ingrédients ont été légèrement modifiées ; dans un but de simplification elles sont identiques entre elles. La proportion exacte d'agar est à ajuster suivant sa qualité ; elle oscille autour de 1,5 à 2 p. 100 du poids total.

La composition pour environ 1 000 g de milieu est la suivante :

Eau	780 ml
Agar	18 g
Semoule de maïs	50 g
Germe de blé	50 g
Poudre de pommes.....	50 g ⁽¹⁾
Levure de bière	50 g
Acide ascorbique.....	4,5 g
Nipagine	1,5 g
Acide benzoïque	1,5 g

Il est conseillé d'ajouter une faible quantité d'auréomycine, car la richesse du milieu en germe de blé le rend plus sensible au développement des microorganismes (IGNOFFO, 1963).

2. — Fabrication et conditionnement du milieu

Le mélange eau et agar est porté à l'ébullition. L'ensemble des poudres préalablement homogénéisé, est versé dans l'agar et incorporé à l'aide d'un mélangeur. Le milieu est coulé dans les récipients d'élevage sur une épaisseur d'environ 1 cm. Ces récipients sont des bacs carrés en polystyrène transparent (22 cm de côté, 9 cm de haut). Leurs angles arrondis permettent une meilleure étanchéité du couvercle. Une fois le milieu gélifié et bien refroidi, une feuille de papier aluminium est appliquée sur toute sa surface ; une simple pression assure une bonne adhésion de la feuille sur le milieu. Cette feuille protège le milieu d'un dessèchement trop rapide et des contaminations microbiennes. De multiples perforations (10 environ par cm²) de 1/2 mm de diamètre sont percées à l'aide d'une plaque munie de fines aiguilles ; ces perforations permettront la pénétration des jeunes larves dans le milieu.

Les récipients peuvent être conservés à basse température (4° à 11°C) pendant au moins une quinzaine de jours. Leur forme évasée permet de les empiler ; un couvercle ferme le récipient du sommet de la pile.

3. — Élevage des adultes et obtention des œufs

La souche de Tordeuse orientale nous a été aimablement fournie par les Services de la Protection des Végétaux d'Avignon. Il s'agissait de larves diapauses, dont les adultes ont écloso au printemps suivant.

Dans la pratique de l'élevage, les adultes sont mis à pondre dans une pièce climatisée (21° ± 1°C, 75 p. 100 HR) éclairée par la lumière naturelle. A une température supérieure à 20°C les insectes ont une durée de vie très amoindrie. Leur alimentation en eau sucrée est assurée par des abreuvoirs munis de coton dentaire.

Nous proposons 2 techniques de ponte qui diffèrent par le modèle de cage enfermant les adultes.

1. La technique classique est la ponte sur papier translucide lisse ; les papillons sont groupés dans des boîtes en polystyrène cylindriques (10 cm de diamètre sur 8 cm de haut) tapissées de ce papier. Dix couples sont disposés dans chaque boîte.

⁽¹⁾ La poudre de pommes peut être remplacée par 50 g de semoule de maïs.

2. La nouvelle technique que nous avons adoptée consiste à faire pondre les papillons directement sur la paroi de bouteilles en matière plastique utilisées en France pour le conditionnement des eaux minérales. Leur capacité est de 1 500 ml, leur fond découpé aux ciseaux est fermé par une gaze maintenue par un élastique, le goulot est clos par le bouchon de la bouteille (fig. 1).

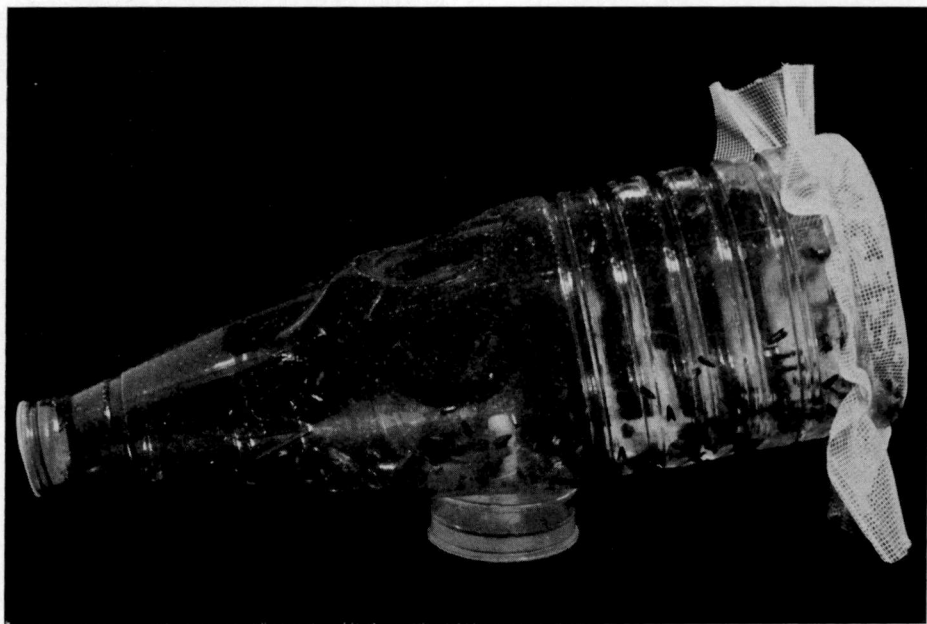


FIG. 1. — *Récipient de ponte*

Les adultes sont placés dans des bouteilles en plastique découpées pour permettre une aération. Un abreuvoir assure l'alimentation en eau sucrée

La récolte des papillons de l'éclosoir se fait directement dans ces bouteilles qui, percées d'un trou, sont adaptées sur l'extrémité des entonnoirs (fig. 2). Les bouteilles de l'éclosoir sont renouvelées dès qu'elles sont suffisamment remplies de papillons (200 à 300 individus) ; cette estimation se fait au coup d'œil, sans comptage précis. Les adultes peuvent être conservés sans dommage, pendant une semaine, à 11°C.

La ponte a lieu dès le 2^e ou 3^e jour, à la tombée de la nuit. Les bouteilles sont posées horizontalement et parallèlement aux fenêtres. Le coton dentaire d'un abreuvoir est introduit dans le trou percé dans la paroi. En 2 jours, les femelles d'une bouteille pondent de 700 à 1 200 œufs. Tous les 2 jours la population est transférée dans une autre bouteille à l'aide d'un entonnoir ; le rendement en œufs d'une population est bon pendant 8 jours. Les bouteilles portant les pontes peuvent être stockées sans risque pendant une semaine à 11°C, ce qui permet de disposer d'une grande quantité d'œufs en cas de besoin à une date précise.

La désinfection des œufs a lieu par trempage dans une solution d'hypochlorite de soude (13° chl à 10 p. 100 additionnée de mouillant) pendant 2 mn.

4. — *Élevage des larves*

L'élevage des larves se déroule dans une pièce climatisée (photopériode 18/6, 25°C, 70 p. 100 HR). Le papier d'aluminium risquant d'induire la diapause des larves par son opacité à la lumière, les récipients d'élevage sont placés sur une hausse qui permet un éclairage par-dessous (à moins que l'on ne dispose d'étagères en verre dans le local d'élevage).

L'installation des œufs se fait en déposant sur la feuille d'aluminium 2 ou 3 bouteilles préalablement découpées en fragments cylindriques ; on peut installer indifféremment des œufs jeunes ou âgés. A partir de cette installation, il est important d'éviter la formation de condensation qui empêcherait la bonne éclosion des œufs et serait fatale aux jeunes larves. Pour cette raison, un couvercle très finement grillagé (type filtre à essence) ferme le récipient d'élevage pendant les dix jours qui suivent l'introduction des œufs. Cette durée de dix jours est choisie en fonction des conditions d'ambiance de la pièce climatisée (25°C, 70 p. 100 HR) et serait à ajuster pour toute modification. Les jeunes larves pénètrent rapidement dans les perforations du papier aluminium et s'installent dans le milieu qu'elles explorent par de nombreuses galeries ; les déjections sont rejetées en surface (fig. 3, 4 et 5).

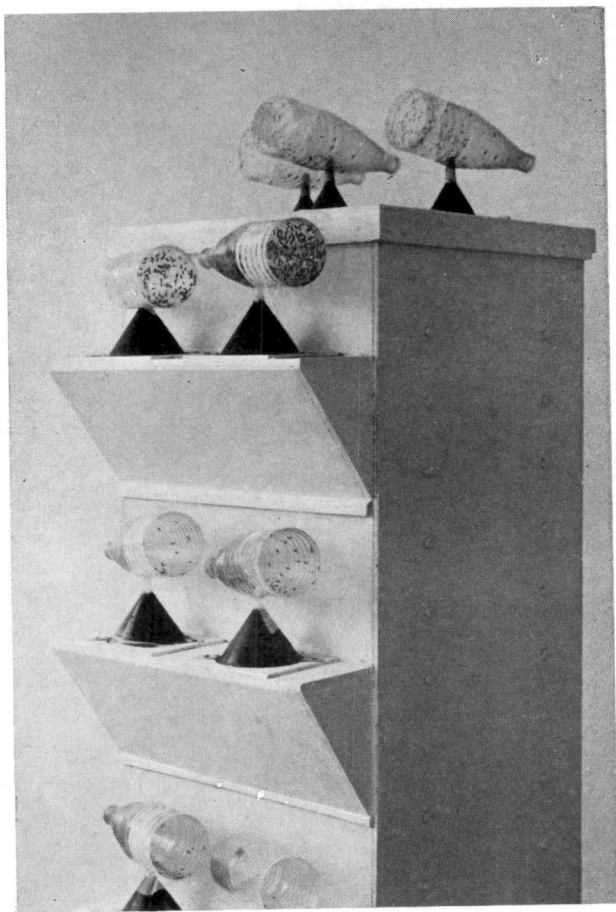


FIG. 2. — Éclosoir

Les dix jours écoulés, les couvercles grillagés sont remplacés par des couvercles pleins. En même temps les fragments de bouteilles qui supportaient les œufs sont enlevés. Une fois leur dernier stade atteint, la plupart des larves quittent le milieu pour chercher un site de nymphose ; elles présentent un stade baladeur qui les fait parcourir à vive allure l'intérieur du récipient avant de choisir un emplacement. La sortie des larves du milieu est favorisée par un éclairage de faible intensité. Des bandes de papier ondulé (20 cm de long sur 0,8 cm de large) préalablement désinfectées par la chaleur sont disposées sur les bords du récipient. Ceci évite le contact des bandes de papier avec le milieu et la formation de cocons à ce niveau.

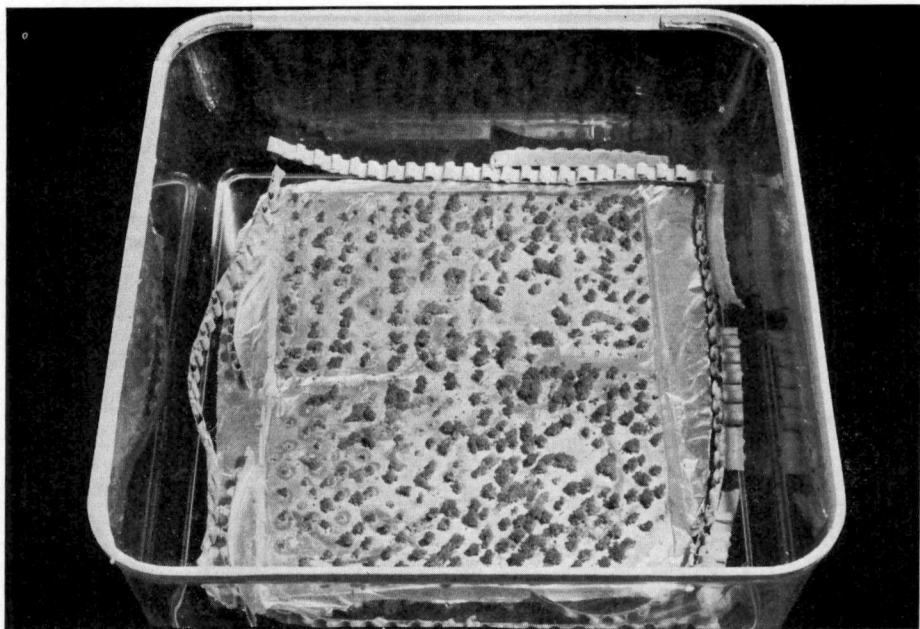


FIG. 3. — Vue d'ensemble d'un élevage larvaire contenant de 400 à 500 chenilles
(boîte de 22 cm de côté)

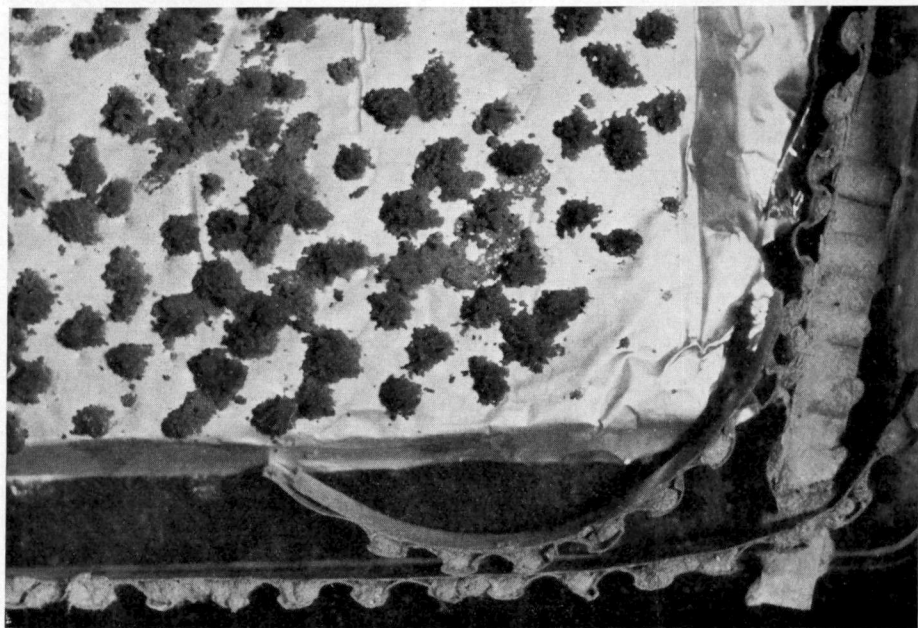


FIG. 4. — Détail de la surface

La présence de chaque chenille est marquée par ses rejets à travers les trous du papier d'aluminium. Les bandes de papier ondulé sont occupées par des cocons

Les bandes de papier ondulé conviennent très bien aux larves qui s'y introduisent et s'y agglutinent en grappes. Ces bandes sont ramassées tous les 2 jours pendant 8 à 10 jours suivant la densité des larves dans le milieu. Elles sont ensuite placées dans un éclosoir où les adultes sont collectés grâce à un phototropisme très prononcé.

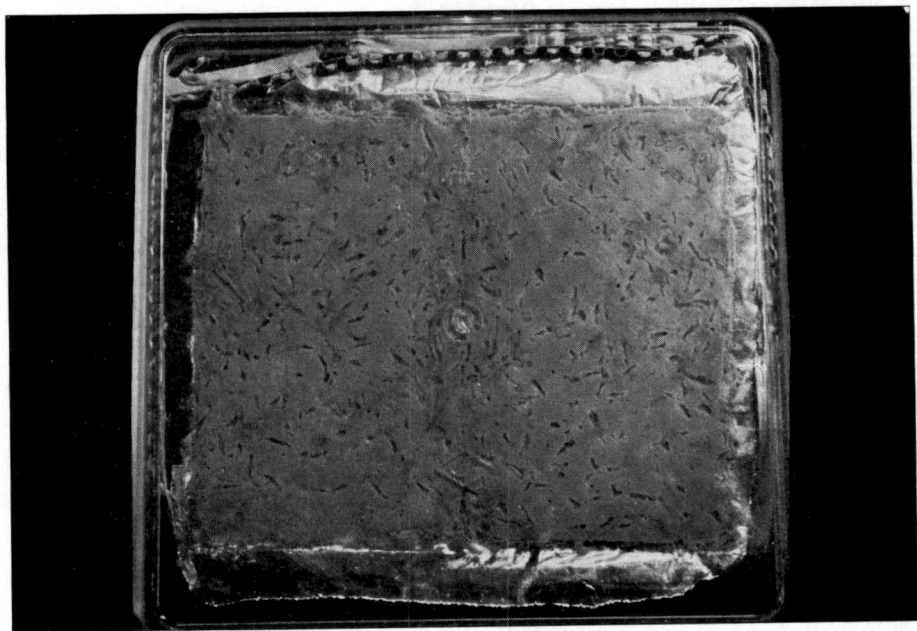


FIG. 5. — Face inférieure du récipient d'élevage
Les galeries sont forées par les larves

II. — RÉSULTATS ET CONCLUSION

La mise en route d'un élevage permanent de Tordeuse orientale peut être assez longue, car la ponte des insectes prélevés dans la nature n'est pas abondante. La présence d'un rameau de pêcher favorise la ponte. Au bout de 3 ou 4 générations, cette précaution n'est plus nécessaire et l'on obtient une fécondité moyenne satisfaisante de 80 œufs par femelle.

Les larves de Tordeuse orientale s'élèvent en groupe beaucoup plus facilement que celles du Carpopapse auquel la même technique d'élevage a été appliquée. Le cannibalisme ne semble pas exister, aucun cas net n'a été observé. Ceci permet d'avoir une forte population larvaire dans les récipients d'élevage ; nous avons récolté en moyenne 434 cocons par récipient (contenant 350 ml de milieu) sur un total de 30 récipients, les nombres extrêmes obtenus étant 319 et 606.

Le degré d'hygrométrie du récipient joue un grand rôle pour la récolte des larves dans les bandes de carton ondulé ; s'il est adéquat celles-ci sortent du milieu, s'il est trop bas un nombre de larves plus ou moins important se nymphose dans le milieu et échappe à la récolte. L'ajustement du degré hygrométrique est fait par expérience en fonction du matériel utilisé.

Nous avons constaté en ouvrant les bandes de carton après éclosion des papillons que la mortalité au dernier stade larvaire ne dépasse pas 1 p. 100. Les rares cas de mortalité nymphale sont dus à des blessures par les larves.

Nous n'avons pas observé de maladies après 3 ans d'élevage permanent. FALCON (1969)

signale que la Tordeuse orientale est sensible à la granulose du Carpocapse des pommes. Nous ne l'avons pas vérifié bien que cette virose sévisse depuis 3 ans dans notre élevage de Carpocapse, conduit dans les mêmes locaux et suivant des techniques analogues.

Il peut arriver, si l'humidité est trop élevée, que des moisissures se développent, surtout au niveau des déjections larvaires. Une surveillance permet de stopper ces développements en enlevant la partie de milieu atteinte et en saupoudrant avec un peu de nipagine.

En conclusion, les techniques décrites ici nous ont permis de maintenir sans interruption depuis 4 ans un élevage permanent de *G. molesta*, correspondant en moyenne à une génération par mois, sans renouvellement de la souche et sans signes d'affaiblissement.

La simplicité des techniques, tant en ce qui concerne la fabrication et l'utilisation du milieu que les manipulations d'élevage, permet une conduite de l'élevage par un personnel sans qualification spéciale. L'élevage en groupe des larves permet d'obtenir une production importante d'insectes dans un espace restreint.

La même méthode donne également de bons résultats pour le Carpocapse à condition que le degré d'infection par la granulose reste faible.

Reçu pour publication en janvier 1974.

SUMMARY

SIMPLE TECHNIQUES FOR A PERMANENT BREEDING OF ORIENTAL FRUIT MOTH, *GRAPHOLITA MOLESTA* (LEPIDOPTERA, *TORTRICIDAE*) ON ARTIFICIAL DIET

Permanent breeding of Oriental fruit moth is running for four years on artificial diet. Chief ingredients are agar, corn meal, apple powder (facultative), wheat germ, brewer's yeast and ascorbic acid. Mean yield is about one adult per ml of diet.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- FALCON L. A., KANE W. R., BETHELL R. S., 1968. Preliminary evaluation of a granulosis virus for control of the Codling moth. *J. Econ. Entomol.*, **61**, 1208-1213.
- GEORGE J. A., 1967. Effects of gamma radiation on fertility, mating and longevity of males of the oriental fruit moth. *Grapholita molesta* (Lepidoptera : Tortricidae). *Can. Entomol.*, **99**, 850-857.
- IGNOFFO C. M., 1963. A successful technique for mass rearing cabbage loopers on a semi-synthetic diet. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **56**, 178-182.
- MATSUMOTO Y., 1954. An aseptic rearing of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* BUSCK, on synthetic food media. *Ber. Ohara Inst. Landwirt. Biol. Okayama Univ.*, **10** (2), 66-71.
- SENDER C., 1969. Élevage du Carpocapse des pommes, *Carpocapsa pomonella*, sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **1**, 231-326.
- TZANAKAKIS M. E., PHILLIPS J. H. H., 1969. Artificial diets for larvae of the Oriental fruit moth. *J. Econ. Entomol.*, **62**, 879-882.

INFORMATIONS

INSTITUT PASTEUR, PARIS
ENSEIGNEMENTS 1974-1975

Ces enseignements sont du niveau post-universitaire. Ils sont destinés aux diplômés des Facultés des Sciences, de Médecine, de Pharmacie et aux anciens élèves des grandes Écoles. Toutefois, des étudiants en fin de scolarité pourraient être également admis dans la mesure des places disponibles.

I. — ENSEIGNEMENTS GÉNÉRAUX

COURS DE MICROBIOLOGIE GÉNÉRALE

Méthodologie — Anatomie fonctionnelle des bactéries — Physiologie microbienne — Fonction du gène et mutations — Échanges génétiques — Bactériophages — Régulation des biosynthèses. Structure et physiologie des cellules eucaryotes — Anatomie structurale et biochimique des virus — Réplication des virus à ARN et à ADN — Génétique des virus — Virus oncogènes.

Plein temps, sauf le samedi après-midi, de fin septembre à fin février.

COURS DE MICROBIOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Généralités — Techniques bactériologiques — Étude des divers groupes de bactéries d'intérêt médical.

Généralités — Techniques virologiques — Étude des divers groupes de virus d'intérêt médical.

Plein temps, sauf le samedi après-midi, de début septembre à début mars.

COURS D'IMMUNOLOGIE APPROFONDIE

Les techniques immunologiques — Les Immunoglobulines — Immunologie cellulaire.

Plein temps, sauf le samedi, de mars à juillet.

COURS D'IMMUNOLOGIE GÉNÉRALE

Méthodes de l'Immunologie — Antigènes, anticorps, réactions antigènes-anticorps — Immunochimie — Éléments d'Immunologie cellulaire.

Plein temps, sauf le samedi, de mars à juin.

II. — ENSEIGNEMENTS SPÉCIALISÉS

COURS DE MICROBIOLOGIE DU SOL

Bactéries responsables des cycles biologiques du carbone, de l'azote et des principaux éléments minéraux — Population du sol — Interactions des micro-organismes entre eux et avec les plantes — Facteurs édaphiques et climatiques — Humus et humification.

Plein temps, sauf le samedi après-midi (septembre : 4 semaines).

COURS D'IMMUNOLOGIE DES INFECTIONS BACTÉRIENNES ET VIRALES

Phénomènes immunitaires dans les infections bactériennes et virales — Modèles d'applications au diagnostic — Pathologie de l'immunité anti-infectieuse.

Plein temps, sauf le samedi, de mi-juin à mi-juillet.

COURS DE MYCOLOGIE MÉDICALE

Champignons pathogènes pour l'homme et les animaux : Morphologie, Physiologie, Biochimie, Écologie. Mycoses : Clinique, Diagnostic biologique, Histopathologie, Immunologie, Antifongiques.

Tous les après-midi, sauf le samedi et le matin deux fois par semaine (fin septembre à fin octobre).

COURS D'IMMUNO-HÉMATOLOGIE ET D'IMMUNO-PATHOLOGIE MÉDICALES

Immuno-hématologie (érythrocytaires, leucocytaires et sériques) — Immuno-pathologie des affections thyroïdiennes, gastriques, musculaires, rénales, hépatiques et des collagénoses.

Plein temps, sauf le samedi après-midi (juillet : 4 semaines).

COURS D'INITIATION A LA RECHERCHE EN ÉPIDÉMIOLOGIE DES MALADIES TRANSMISSIBLES

Disciplines biologiques — Disciplines écologiques — Disciplines expérimentales — Disciplines mathématiques : statistique, informatique, biomathématique.

Tous les après-midi, sauf le samedi (février-mars : 7 semaines).

III. — ENSEIGNEMENTS MÉTHODOLOGIQUES

COURS DE CULTURES CELLULAIRES APPLIQUÉES A LA VIROLOGIE

Méthodes de cultures cellulaires appliquées à l'étude des virus — Différents types de cultures cellulaires (cellules primaires, de lignée continue, etc...) — Isolement des virus — Différentes méthodes d'identification — Titrage des virus — Principales applications pratiques de ces méthodes.

Plein temps, sauf le samedi après-midi (novembre : 2 semaines) Nombre d'élèves : 20.

COURS DE MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

Aspects physiques de la formation de l'image — Dispositifs — Méthodes de préparation des objets — Photomicrographie — Autoradiographie — Mesures — (Options : cryo-décapage, microscopie électronique à balayage.)

Plein temps, sauf le samedi (mars : 2 semaines). Nombre d'élèves : 8.

COURS SUR LE MARQUAGE DES ANTICORPS

Immunoabsorbants — Marqueurs fluorescents, enzymes... Application aux recherches biologiques.

Plein temps (avril : 9 journées).

COURS SUR L'APPLICATION DES RÉACTIONS D'IMMUNOFLUORESCENCE
ET IMMUNOENZYMATIQUES A L'ÉTUDE DES MALADIES DE L'HOMME

Affections bactériennes et virales — Immunopathologie — Antigènes tumoraux.

Plein temps (avril : 6 journées).

Le nombre de places étant limité, il convient de déposer les candidatures plusieurs mois à l'avance. Les dates de ces cours sont susceptibles de modifications d'une année à l'autre. Les candidats retenus en seront informés en temps voulu.

Les demandes de renseignements et les candidatures doivent être adressées au :

Secrétariat Général des Enseignements
Institut Pasteur - 28, rue du Docteur-Roux
75015 Paris

DOCUMENTATION VÉTÉRINAIRE EN EUROPE

Un groupe de travail a été constitué auprès du Centre de Documentation et d'Information de la C. E. E. à Luxembourg pour étudier un Système Européen de Documentation dans le domaine des Sciences Vétérinaires. Ce groupe comprend des vétérinaires et des documentalistes vétérinaires appartenant aux neuf pays de la Communauté.

Un premier objectif consiste à préciser, au moyen d'une enquête appropriée, la nature et l'étendue des besoins réels existant en Europe en matière de Documentation et d'Information Vétérinaire. Pour cela, la coopération des vétérinaires eux-mêmes est souhaitée.

Dans chacun des neuf pays de la C. E. E., les vétérinaires sont invités à formuler, au moyen de questionnaires qui leur seront très prochainement envoyés, des questions relatives à une recherche documentaire qui soit représentative de leurs préoccupations habituelles. Les questions ainsi rassemblées fourniront un premier panorama des besoins d'information de ceux qui sont intéressés par les Sciences Vétérinaires, en Europe et pour chaque pays.

Dans un second temps, un échantillon représentatif de toutes les questions posées sera constitué sur la base de 10 questions par pays soit au total 90 questions. Celles-ci seront posées aux systèmes documentaires automatisés existants. Les réponses seront soumises aux auteurs des questions correspondantes qui seront invités à donner leur avis sur leur valeur. Une étude comparative détaillée des systèmes documentaires interrogés, du point de vue de leur capacité à

répondre, sera réalisée par des spécialistes de la Documentation vétérinaire. Les résultats seront publiés.

Le groupe de travail européen tient à préciser que cette expérience est faite pour satisfaire les besoins réels de tous ceux qui sont concernés par les disciplines vétérinaires ou d'intérêt vétérinaire. *Cette enquête est donc ouverte à tous les vétérinaires* quel que soit leur domaine d'activité professionnelle : médecine vétérinaire du praticien, spécialités, enseignement, industrie, recherche ou administrations. Les personnes qui, sans être vétérinaires, ont des préoccupations d'ordre vétérinaire (médecine et pathologie comparée, zootechnie, Santé publique, Technologie des produits animaux, etc.) pourront également envoyer des questions.

Les personnes intéressées par cette offre pourront obtenir d'autres informations sur les modalités pratiques de l'enquête en écrivant à l'une des deux adresses suivantes :

Bibliothèque
École nationale vétérinaire
31076 Toulouse Cedex

Service de Documentation
Station de Pathologie aviaire, I. N. R. A.,
Centre de Recherches de Tours
Nouzilly, 37380 Monnaie

CONTENTS

SUMMARIES OF THE PAPERS READ OUT DURING THE 2 ^d WORKING SESSION OF INSECT PHYSIOLOGY (sittings of April 6 and 7 1973 at the « Faculté des Sciences biologiques » of Rennes University)	153
Z. SRDIC. — Development of gonads and their accessory glands in <i>Aphytis</i> pupa and imago (<i>Hym. Aphelinidae</i>)	209
Jeanne DAUMAL, P. JOURDHEUIL, R. TOMASSONE. — Variability of lethal effects of low temperatures according to stage of embryonic development of mediterranean flour moth (<i>Anagasta kühniella</i> ZELL., Lepid., <i>Pyralidae</i>)	229
G. FAUVEL. — Role of pollen food for a predatory anthocorid <i>Orius</i> (<i>Heterorius</i>) <i>vicinus</i> RIB. (<i>Hemiptera</i>)	245
F. SPITZ. — Demography of the field vole <i>Microtus arvalis</i> in Vendée	259
G. GROLLEAU, Éliane de LAVAU, G. SIOU. — Effects of 2,4-D on the reproduction of quail and patridge after the application of product by spraying on eggs	313
<i>Technical notes.</i>	
R. BOURNOVILLE, P. CANTOT. — Material utilized for insect rearing on alfalfa	333
Claude IVALDI-SENDER. — Simple techniques for a permanent breeding of oriental fruit moth, <i>Grapholita molesta</i> (<i>Lepidoptera, tortricidae</i>) on artificial diet	337
<i>Informations</i>	345

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format $21 \times 29,7$, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — le titre du mémoire : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — le nom des auteurs, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — le nom des techniciens ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — le nom de l'établissement, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* : (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions* ; f) *titre et résumé anglais* ou destinés à être traduits en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) *merciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit $\times 0,5$, soit $\times 0,25$.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : $19 \times 12,5$ cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9×12 . Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9×12 , 4 photos $9 \times 5,5$, 6 photos $5,5 \times 5,5$. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. BILIORI, Centre national de Recherches agronomique, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication: M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 7-1974

Dépôt légal: 3^e trimestre 1974. N° d'impression: 691.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1974	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n° par an	175 F	190 F	35 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 n° par an	135 F	150 F	45 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n° par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n° par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n° par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n° par an	135 F	150 F	45 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 4 n° par an	175 F	190 F	60 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n° par an	135 F	150 F	45 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n° par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n° par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 n° par an	80 F	90 F	55 F

APIDOLOGIE, 4 n° par an — Abonnement : France : 38 F
 Étranger sauf R. F. A. : 48 F
 — Le numéro : France : 12 F
 Étranger sauf R. F. A. : 13,50 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae). 223 p., 1974	85,00 F
Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973	58,85 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972. 258 p., 1973	120,00 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I. N. R. A.-C. N. R. S. 549 p., 1973	160,50 F
Recherches acridiennes à Madagascar. 262 p., 1972	80,00 F
IV^e Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970. 211 p., 1972	60,00 F
Lombriciens de France, Écologie et Systématique par M.-B. Bouché. 671 p., 1972	150,00 F
III^e Conférence du Groupe consultatif des Statisticiens forestiers, Jouy en Josas, 7-11 septembre 1970. 332 p., 1972	139,75 F
Symposium international sur le soufre en Agriculture. Versailles, 3-4 décembre 1970. 412 p., 1972	50,00 F
Organismes du Sol et production primaire — IV^e Colloquium pedobiologiae, Dijon 14-19 septembre 1970. 588 p., 1972	65,00 F
La lutte biologique en forêt, Pont-à-Mousson, 12-14 novembre 1969. 212 p., 1971	45,00 F
VIII^e Symposium européen sur les maladies à virus des arbres fruitiers. Bordeaux, 24-30 juin 1970. 560 p., 1971	65,00 F
Essai de programmation de la Recherche (Département agronomie) par D. Macquart, R. Gras, J. Mamy, L. Turc, J.-P. Deffontaines. 70 p., 1971	30,00 F
Quatrième Congrès mondial I. A. A. L. D., Paris 20-25 avril 1970. 342 p., 1971	53,75 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
 Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
 Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
 A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ DES COMMUNICATIONS PRÉSENTÉES AU SECOND SÉMINAIRE DE PHYSIOLOGIE DE L'INSECTE (Réunions des 6 et 7 avril 1973 à la Faculté des Sciences biologiques de l'Université de Rennes I)	153
Z. SRDIC. — Développement des gonades et de leurs glandes annexes chez la nymphe et chez l'imago d' <i>Aphytis</i> (Hym. Aphelinidae)	209
Jeanne DAUMAL, P. JOURDHEUIL, R. TOMASSONE. — Variabilité des effets létaux des basses températures en fonction du stade de développement embryonnaire auquel elles sont appliquées chez la Pyrale de la farine (<i>Anagasta kuhniella</i> ZELL., Lepid., Pyralidae)	229
G. FAUVEL. — Sur l'alimentation pollinique d'un anthocoride prédateur <i>Orius</i> (Hétéro-rius) <i>vicinus</i> RIB. (Hémiptère)	245
F. SPITZ. — Démographie du Campagnol des champs <i>Microtus arvalis</i> en Vendée ...	259
G. GROLLEAU, Éliane de LAVAU, G. SIOU. — Effets du 2,4-D sur la reproduction des cailles et des perdrix, après application du produit par pulvérisation sur les œufs	313
<i>Notes techniques.</i>	
R. BOURNOVILLE, P. CANTOT. — Matériel utilisé pour l'élevage d'insectes sur la luzerne	333
Claude IVALDI-SENDER. — Techniques simples pour un élevage permanent de la Tordeuse orientale, <i>Grapholita molesta</i> (Lepidoptera Tortricidae) sur milieu artificiel	337
Informations	345

Contents, see at the end of the issue

Les Annales de Zoologie - Écologie animale figurent dans Current Contents